

**Universidad Autónoma de Madrid**

**Facultad de Psicología**



**Tesis Doctoral**

**“RELACIONES DE GROOMING ENTRE MACHOS ADULTOS Y OTROS  
MIEMBROS DE GRUPO EN LOS SISTEMAS DE CRIANZA COOPERATIVA  
DE TAMARINES DE BARBA BLANCA (*Saguinus mystax*)”**

**Eneko Alberdi Echart**

**Madrid**

**Tesis doctoral**

**“RELACIONES DE GROOMING ENTRE MACHOS ADULTOS Y OTROS  
MIEMBROS DE GRUPO EN LOS SISTEMAS DE CRIANZA COOPERATIVA  
DE TAMARINES DE BARBA BLANCA (*Saguinus mystax*)”**

Doctorando: **Eneko Alberdi Echart**

Directores de tesis: **Dra. Susana M<sup>a</sup> Sánchez Rodríguez**

**Dr. Eckhard W. Heymann**

Programa de doctorado: COMPORTAMIENTO ANIMAL Y HUMANO: UNA  
PERSPECTIVA ETOLÓGICA.

## Agradecimientos

Adentrarme en el mundo de la investigación había sido algo que siempre había tenido en mente y que fui postergando hasta que, finalmente, decidí emprender esta particular aventura. Llegué a Madrid desde mi San Sebastián natal a comenzar un proyecto en el que me he visto inmerso, para lo bueno y para lo malo, durante seis años. No he tenido la suerte de gozar el beneficio económico de beca personal alguna en todos estos años; es probable que tampoco tuviera un expediente académico que lo mereciera. No obstante, he contado con un equipo humano que no me ha dejado de lado ni un sólo momento y que se merece mi gratitud más sincera. Me refiero al departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Universidad Autónoma de Madrid, en especial, a Susana Sánchez. Te tengo que agradecer el seguimiento puntual y exhaustivo que has hecho de mi trabajo durante todos estos años, y la confianza que has depositado en mí. Sin tu ayuda, esta tesis no hubiese sido posible. Gracias, también, a Eckhard W. Heymann y al *Deutsches Primatenzentrum* por ofrecerme la oportunidad de realizar la recogida de datos de este estudio en la Estación Biológica Quebrada Blanco en Perú y por el seguimiento del estudio realizado en estos años. Gracias a Maren Huck y Petra Löttker por contribuir generosamente a esta tesis con vuestros datos y por toda la ayuda y facilidades ofrecidas en este tiempo. A Emérita Rosabel Tirado Herrera de la Universidad Nacional de la Amazonia Peruana, por tu ayuda tanto dentro como fuera del campo, en las costosas gestiones burocráticas imprescindibles para la obtención de los permisos legales de investigación requeridos. A José Caperos, por tus consejos estadísticos que me han servido de gran ayuda en los aspectos más metodológicos, te estoy muy agradecido.

Han sido muchas las personas que en este tiempo se han cruzado en mi camino, pero menos las que continúan a mi lado. A ellas les agradezco su compañía, amistad y ánimos dados en momentos de flaqueza. Gracias Marina y Mikel, por seguir ahí, igual que siempre, y por enseñarme que la amistad no entiende de espacio ni de tiempo. A todos los integrantes de esa especie de institución, la cuadrilla, de cuya pertenencia me siento muy orgulloso, gracias también. Aitor, mi querido Aitor, que hiciste de tu Madrid, el mío, que guardo en un rincón muy especial de mi corazón, mil gracias. Mikel Zufiria, *eskerrik asko*, por tu apoyo incondicional y por aguantar día a día toda mi “solitaria y monótona” vida. Gracias, también, por las aportaciones que hiciste a esta tesis en forma de valiosísimas traducciones del alemán que tan bien se te daba. Por último, no me podía olvidar de mi gran amigo Andrew Dodds, que desinteresadamente ha contribuido, también, a que esta tesis sea lo que es.

Un taxista limeño me advirtió camino al aeropuerto que la selva posee una especie de “magia”. Para mí, esa magia se tradujo en una oportunidad única de experimentar la quietud y el silencio. No en los oídos, sino en el interior. Me di cuenta de que el mundanal ruido nos mantiene constantemente distraídos impidiéndonos ver lo que realmente es importante en la vida. Por ejemplo, el respeto a nuestros padres que son lo que nos han provisto de ella. De mi estancia en la Estación Biológica Quebrada Blanco (Perú) me llevo algo cuyo valor no se puede medir. Supuso una experiencia muy enriquecedora en todos los planos de mi vida. Allí tuve la suerte de conocer a gente que me aportó otra forma de ver la vida, distinta a cómo yo la había conocido hasta entonces. Gente que me enseñó a entender que se puede vivir de otra forma, y sobre todo, que se puede ser feliz sin la necesidad de querer tener siempre más de lo que se tiene. Gracias a los habitantes de la aldea Diamante, que tanto nos ayudaron en el día a

día para hacer algo más llevadera la estancia en la selva. Mi especial agradecimiento para Ney Sahuano, con quien he tenido la suerte de trabajar codo con codo. Siempre hubo un entendimiento básico entre ambos que nos permitió, después de todo, trabajar juntos. Te estoy muy agradecido. También a tu madre, que es increíble cómo me recordó a la mía habitando a más de 10.000 km de distancia en un ecosistema totalmente distinto. A Piotr Fedureck, por la maravillosa coincidencia que nos hizo compartir el mismo techo de hoja de palma seco. Siempre admiraré tu pasión por los animales e, igual que a mí, lo lejos que esa pasión nos ha llevado. Hasta el punto de hacernos pasar unas “navidades en la selva” entrañables. Tu resistencia física ante todo tipo de adversidades también ha sido digna de mi más profunda admiración e incluso hoy, me sigue sirviendo de ejemplo. Además, tus gustos literarios son, desde entonces, los míos; los libros que me recomendaste han cambiado indudablemente mi vida. A Montse y Virginia, gracias por haber sido las mejores compañeras de viaje que hubiese podido tener en mi primer viaje río arriba a la estación. Gracias a Adrian Reinster por ser un compañero de cabaña inmejorable. Por último, gracias a todos los trabajadores del Hostal La Pascana de Iquitos, por haberme hecho sentir como en mi propia casa, tan lejos de ella, especialmente a Patricia y Doris, por esos desayunos servidos al son de la música de Pavarotti.

El presente estudio ha podido llevarse a cabo gracias a la financiación del MEC-DGI (proyectos PSI 2009-08581PSIC y PSI 2012-30744), y al acuerdo entre el *Deutsches Primatenzentrum* y la Universidad Autónoma de Madrid de acuerdo a la ley del Ministerio de Agricultura peruano (carta número, 1110, 2009-AG-DGFFS-DGEFES).



A Oto y Elena,

*Lo importante no es lo que uno hace en la vida, sino lo  
que hace con ella.*

*La ingenuidad es lo que permite que avancemos*



## ÍNDICE:

## 1. INTRODUCCIÓN

1.1. El espulgamiento social o <i>grooming</i> .....	1
1.2. El papel social del <i>grooming</i> en las relaciones de los machos .....	3
1.3. Los calitricidos y <i>Saguinus mystax</i> .....	13
1.3.1. Taxonomía y características morfológicas .....	13
1.3.2. Características ecológicas .....	15
1.3.3. Características reproductoras .....	18
1.3.4. Sistemas de crianza cooperativa .....	19
1.3.5. Sistemas de apareamiento .....	22
1.4. Los calitricidos y el <i>grooming</i> como moneda de intercambio .....	24
1.5. Objetivos e hipótesis .....	30

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Lugar y sujetos de estudio .....	33
2.2. Métodos de muestreo y de registro .....	45
2.3. Variables y medidas .....	49
2.3.1. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades .....	49
2.3.2. Porcentajes de tiempo empleados en <i>grooming</i> en los focales individuales. ....	49
2.3.3. Duración total de <i>grooming</i> corregida .....	50
2.3.4. Porcentajes de tiempo de <i>grooming</i> dado y recibido .....	52
2.3.5. Índice de reciprocidad .....	52
2.3.6. Resumen de los métodos de muestreo y de registro empleados y de las medidas obtenidas .....	53
2.4. Análisis estadísticos .....	54

## 3. RESULTADOS

3.1. Presupuestos de tiempo .....	59
3.1.1. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades y su distribución horaria .....	59
3.1.2. Diferencias entre los distintos grupos en los porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades .....	64
3.2. <i>Grooming</i> .....	66
3.2.1. Porcentajes de tiempo empleados en <i>grooming</i> en los focales individuales. ....	66

3.2.2.	<i>Diferencias entre las distintas categorías de individuos en su relación de grooming dado y recibido .....</i>	68
3.2.3.	<i>Distribución del grooming de los MR y los MPR respectivamente con las díadas de cada clase .....</i>	68
3.2.4.	<i>Índices de reciprocidad.....</i>	71
3.2.5.	<i>Diferencias entre los MR y los MPR en su relación de grooming respectiva con cada una de las otras clases de díadas.....</i>	72
3.2.6.	<i>Resumen de los resultados obtenidos .....</i>	75
<b>4.</b>	<b>DISCUSIÓN .....</b>	77
<b>5.</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	101
<b>6.</b>	<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	104
<b>7.</b>	<b>ANEXO .....</b>	126



## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. El espulgamiento social o *grooming*

El espulgamiento social (en adelante, *grooming*) o la acción de limpiar la piel de otro individuo usando las manos o la boca es la forma más común de comportamiento afiliativo entre primates y se utiliza como herramienta para evaluar la calidad de la relación entre dos o más individuos (Goosen, 1987). Además, teniendo en cuenta que en los primates, el *grooming* puede llegar a ocupar hasta el 20 % del tiempo diario, manteniéndose por delante de otras actividades como el forrajeo, se le atribuye un importante significado biológico (Dunbar, 1991). Numerosos estudios han analizado las funciones del *grooming* partiendo de los efectos que determinadas variables individuales, sociales y ecológicas tienen sobre la cantidad y la distribución del *grooming*. Se ha demostrado que el sexo (Goldizen, 1989; Mitchell, 1994; Hill, 1994; van Hooff y van Schaik, 1994; Heymann, 1996), la edad (Lazaro-Perea y cols., 2004), el estatus reproductivo (Henzi y Barrett, 1999; Lazaro-Perea y cols., 2004; Löttker y cols., 2007), el parentesco (Hill, 1994; van Hooff y van Schaik, 1994; Borries, 1992; Borries y cols., 1994), los niveles de competición dentro de los grupos (Aureli y de Waal, 2000; Watts, 2000a, b; Barrett y cols., 2002), las fases reproductivas de las hembras (Löttker y cols., 2007) o el tamaño de los grupos (Dunbar, 1991; Hill, 1994; Lazaro-Perea y cols., 2004; Löttker y cols., 2007; Lehmann y cols., 2007) influyen de forma directa en la duración y la reciprocidad del *grooming*. Pero además, los mecanismos que influyen en el grado de afiliación de los individuos también pueden determinar las duraciones de *grooming* de forma indirecta en las distintas especies o incluso entre poblaciones de una misma especie. Así, variables como los patrones de dispersión y proporción de los sexos

también pueden repercutir en la duración y reciprocidad del *grooming* (Hemelrijk y Lutejin, 1998; Lehmann y cols., 2007).

El *grooming* proporciona beneficios directos al individuo que está siendo espulgado por medio de la eliminación de ectoparásitos (Johnson y cols., 2004) y el aumento del bienestar psicológico y fisiológico, incluida la disminución de la frecuencia cardíaca, la disminución de glucocorticoides y la liberación de  $\beta$ -endorfinas (Boccia y cols., 1989; Keverne y cols., 1989; Aureli y cols., 1999; Shutt y cols., 2007). Los individuos que proporcionan *grooming* también muestran una disminución de comportamientos asociados al estrés como el *autogrooming* y el autorrascado, por lo que también se benefician al proporcionarlo, ya que puede servir para prevenir la ansiedad y el estrés a corto plazo y así reducir los niveles de estrés en el futuro (Radford, 2012; Aureli y Yates, 2010). Sin embargo, también puede implicarles costes, al reducir durante el espulgamiento los niveles de vigilancia (Maestripieri, 1993; Mooring y Hart, 1995; Stojan-Dolar y Heymann, 2010) o tiempo dedicado al descanso (Dunbar y Sharman, 1984; Dunbar, 1992a). Si bien en los primates el *grooming* se concentra frecuentemente en individuos emparentados (Schino, 2001) y podría justificarse mediante la *selección de parentesco* (Maynard-Smith, 1964), entre los no emparentados, podría considerarse un acto altruista por parte del actor, dado que le supone una inversión en tiempo, esfuerzo y riesgo (Johnson y cols., 2004; Barrett y Henzi, 2006) mientras ofrece valiosos beneficios. En estos casos, se propone que el *grooming* podría mantenerse a través de los mecanismos que operan en las interacciones cooperativas entre individuos no emparentados (Clutton-Brock, 2009). De esta forma, se utilizaría el *grooming* como moneda para intercambiar y con la que obtener otros servicios tales como el apoyo de coalición (Seyfarth y Cheney, 1984, pero ver Henzi y

Barrett, 1999), los recursos alimenticios (de Waal, 1997; Fruteau y cols., 2009), la tolerancia (Ventura y cols., 2006), las oportunidades de apareamiento (Barrett y Henzi, 2001; Gumert, 2007a; Barras, 2008), la información sobre el estado reproductivo (Gumert, 2007a), la manipulación de las crías (Barrett y Henzi 2006; Gumert 2007b; Fruteau y cols., 2011) o por *grooming* en sí (Schino y cols., 2003). Es decir, la cantidad proporcionada por un individuo, podría ser devuelta tanto por sí misma (*reciprocación*), como por otros servicios beneficiosos (*intercambiar*) (Hemelrijk, 1990; Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 1). Así, cuando no hay otros servicios que se intercambian o demandados, se prevé que el *grooming* proporcionado se corresponda aproximadamente dentro de una díada. Sin embargo, si uno de los dos miembros puede ofrecer diferentes servicios, la cantidad de *grooming* devuelta debería disminuir a medida que el otro aumenta los servicios que ofrece (Henzi y cols., 2003).

### 1.2. El papel social del *grooming* en las relaciones de los machos

Entre los animales sociales, como los primates, la *eficacia inclusiva* (Hamilton, 1964) y la *selección de parentesco* (Maynard-Smith, 1964) pueden explicar la existencia de comportamientos beneficiosos dirigidos hacia individuos emparentados (*nepotismo*) (Di Fiore, 2009; Silk, 2002; Alexander, 1974; Wilson, 1975; Gouzoules, 1984; Bernstein, 1991). La interpretación en términos de la *selección de parentesco* implica que un individuo que realiza una conducta beneficiosa hacia un pariente está ganando a través de la *eficacia inclusiva* (o *fitness indirecto*) porque aumenta las probabilidades de supervivencia del individuo con el que comparte un determinado número de genes. Por tanto, cualquier beneficio que el donante pudiese recibir de dicha interacción sería accidental y secundario. La distribución de comportamientos altruistas dirigidos

preferentemente hacia parientes, incluyendo la formación de alianzas, el *grooming* y el intercambio de alimentos, ha sido discutida ampliamente por distintos autores (Chapais y Berman, 2004; Chapais, 2001; Kurland, 1977; Walters, 1987; Silk, 1986; Schaub, 1996). En los chimpancés se observa que los machos tienden, cuando hay disponibilidad, a espulgar más recíprocamente con sus hermanos maternos (*Pan troglodytes*: Mitani, 2009; Langergraber y cols., 2007; Goodall, 1986; Nishida, 1979). En los monos aulladores rojos los machos emparentados con el macho reproductor tienen reproductivamente más éxito que los machos no emparentados (*Alouatta seniculus*: Pope, 1990). En otras especies, los machos emparentados también presentan fuertes vínculos (*Papio hamadryas*: Stammbach, 1987; *Brachyteles arachnoides*: Strier, 1994; *Saimiri sciureus*: Mitchell, 1994) que pueden responder al hecho de haber crecido juntos permitiendo una reciprocidad basada en la confianza (Van Hooff y Van Schaik, 1994). Asimismo, en los calitrícidos, el parentesco y el conocimiento previo de los machos también se postulan como factores fundamentales en la ausencia de agresividad observada entre los machos, y como paso previo a la formación de grupos poliándricos (Schaffner y French, 2004).

Aunque la *teoría de la eficacia inclusiva* proporciona una explicación satisfactoria a la cooperación entre parientes (Hamilton, 1964), las explicaciones evolutivas a la cooperación entre individuos no emparentados son más heterogéneas y los mecanismos evolutivos que la mantienen son motivo de controversia. Frecuentemente las interpretaciones asumen que los individuos intercambian recursos o servicios con una demora que conlleva una asunción temporal de costes hasta que los receptores devuelven la asistencia recibida (Nowak, 2006). Las explicaciones de este tipo se derivan de la *teoría del altruismo recíproco* propuesta por Trivers (1971), y

renombrada por Clutton-Brock (2009) como *reciprocidad directa*. En su descripción original del *altruismo recíproco*, Trivers (1971) interpreta las interacciones de cooperación entre los miembros de la misma especie, así como en los miembros de especies distintas, como un intercambio recíproco de ayuda. Sin embargo, aprovechando que la ayuda no se devuelve al instante, sitúa el engaño como una amenaza al equilibrio de favores y a la estabilidad evolutiva del *altruismo recíproco*. Así, utilizando el juego de los economistas denominado *dilema del prisionero* (von Neumann y Morgenstein, 1953), explica el motivo por el que el *altruismo recíproco* puede ser una estrategia de cooperación evolutivamente inestable. El *dilema del prisionero* está basado en una circunstancia donde a dos sujetos (o jugadores) sin posibilidad de comunicación se les plantea el mismo dilema: cooperar con el otro jugador o traicionarlo. El dilema es tal porque si se elige cooperar cuando el otro también lo elige conlleva un beneficio para ambos, pero traicionar al otro jugador mientras él coopera, supone obtener el mayor beneficio para uno mismo. La tentación de traicionar es grande, pero si ambos lo hacen, el castigo para cada uno es proporcionalmente mayor que el beneficio que obtienen ambos por cooperar. No obstante, en las versiones repetidas, la cooperación puede persistir si los individuos se prestan asistencia mutua al mismo tiempo que evitan cooperar con aquellos individuos que les hayan engañado en interacciones anteriores (Axelrod, 1984; Nowak, 2006). La insatisfacción con los modelos del *dilema del prisionero* como marco conceptual para interpretar el comportamiento cooperativo en las sociedades animales va en aumento y las críticas señalan diferencias entre los supuestos de estos modelos y las condiciones en que los animales interactúan (West y cols., 2007; Hammerstein, 2003). Así, a diferencia de los prisioneros, los animales sociales rara vez son obligados a cooperar con compañeros particulares y pueden desarrollar más aquellas relaciones que son más

rentables y terminar las que son improductivas (Enquist y Leimar, 1993). Por ejemplo, en una díada particular, el individuo que recibe menos a cambio, puede castigar al desertor o puede decidir unirse a una coalición rival, por lo que el engaño puede tener costes considerables (Clutton-Brock y Parker, 1995; Cant y Johnstone, 2006).

Para proporcionar una evidencia convincente de que las interacciones cooperativas se mantienen por *reciprocidad directa*, los estudios empíricos necesitan demostrar que los mismos individuos se asisten mutuamente en repetidas ocasiones, que la frecuencia con la que se dan asistencia depende de la frecuencia con la que lo reciben, que el comportamiento cooperativo tiene un coste neto temporal sobre la eficacia biológica (o *fitness*) del donante, que está adaptado para proporcionar beneficios a sus respectivas parejas y que sus componentes no son parientes cercanos o parejas potenciales (Clutton-Brock, 2009). Los estudios empíricos proporcionan una amplia gama de ejemplos potenciales de *reciprocidad directa*, como la reciprocidad del *grooming* en los impalas (Hart y Hart, 1992), el intercambio de alimento en murciélagos (Wilkinson, 1984) o la inspección secuencial de predadores realizada por los espinosos (Milinski, 1990) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 1). Entre los machos de los babuinos oliva, por ejemplo, la *reciprocidad directa* se observa en la prestación de asistencia recíproca en la competición por el apareamiento (Packer, 1977). Los machos de chimpancé se intercambian *grooming* tanto por sí mismo como por apoyo en encuentros agonísticos o por carne (Mitani, 2006). También se observa que los machos intercambian *grooming* por sexo con las hembras (*Pan troglodytes*: Gomes y Boesch, 2011; Gomes y cols., 2009; *Macaca fascicularis*: Gumert, 2007a) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 1).

No obstante, tal y como señala Clutton-Brock (2009), pocos estudios proporcionan evidencia de que se pueda excluir de forma definitiva la posibilidad de que el comportamiento cooperativo se mantenga por beneficios compartidos de manera inmediata. Es decir, los casos donde la cooperación genera beneficios sinérgicos inmediatos compartidos por los colaboradores y que exceden los costes de la prestación de asistencia (Kokko y cols., 2001; Brown y Vincent, 2008). Los mecanismos de este tipo probablemente mantienen muchas *interacciones mutualistas* entre especies (Paxton, 1988; Bshary y Bergmüller, 2008), así como algunos ejemplos de forrajeo cooperativo entre congéneres no relacionados, como las maniobras de cooperación de forrajeo de los pelicanos (Mc Mahon y Evans, 1992 pero ver West y cols., 2007) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 1). La cooperación entre los miembros de un grupo durante las cacerías, por ejemplo, puede aumentar el éxito per cápita en la captura o la defensa de los alimentos (*Lycaon pictus*: Creel y Creel, 2002; *Cebus capucinus*: Rose, 1997). Asimismo, en otros vertebrados cooperativos, donde la competencia entre grupos es frecuente, los grupos más grandes comúnmente desplazan a los más pequeños, erosionando gradualmente el tamaño de sus territorios y privando a sus miembros al acceso a los recursos (Clutton-Brock, 2002). Y, en primates en los que los miembros del grupo transportan jóvenes de forma comunal, los costes (per cápita) de la crianza de los jóvenes para los criadores y ayudantes a menudo disminuyen con el aumento del tamaño del grupo y aumentan su *fitness* (Clutton-Brock, 2006). Las *interacciones mutualistas* también pueden ayudar a mantener las relaciones de afiliación a largo plazo en algunas especies (*Pan troglodytes*: de Waal, 1982; *Papio cynocephalus anubis*: Smuts, 1985). Los machos de chimpancé, por ejemplo, pueden formar relaciones duraderas con los no parientes que implican asociación y *grooming* recíproco (Gomes y cols., 2009). Las hembras parecen más propensas a apoyar a otras hembras en las interacciones competitivas si recientemente

han sido espulgadas por ellas (*Cercopithecus aethiops*: Seyfarth y Cheney, 1984; *Macaca fascicularis*: Hemelrijk, 1994) y los análisis de los datos a largo plazo muestran que las diferencias en el grado y la calidad de las relaciones de afiliación también pueden afectar a su *fitness* (*Papio cynocephalus*: Silk y cols., 2003). Aunque ambas partes deben ganar de estas relaciones para que se puedan mantener, estas relaciones pueden ser interpretadas de forma más real como coaliciones mutualistas o alianzas que como ejemplos de *reciprocidad directa* (Clutton-Brock, 2009).

Adicionalmente, las interacciones de cooperación pueden ser una consecuencia de *estrategias manipuladoras* donde el comportamiento de uno o ambos componentes de la pareja se adapta únicamente a la maximización de su propio e inmediato *fitness* y el otro es obligado a cooperar. Así, los individuos dominantes pueden utilizar tácticas coercitivas (incluyendo el *acoso* y *castigo*) para obligar a los demás a proporcionar asistencia a algún costo para su propio *fitness* (Clutton-Brock y Parker, 1995; Cant y Johnstone, 2006). Las *estrategias manipuladoras* difieren de los intercambios de recursos previstos por la *reciprocidad directa* en que el comportamiento de un individuo no necesita ser adaptado a la prestación de asistencia a su compañero, los costes y beneficios de las interacciones a menudo difieren sustancialmente entre ambos participantes, no habiendo una alternancia entre la ayuda dada y recibida, y las acciones de cooperación o el hecho de incentivarlos, generan beneficios netos inmediatos en lugar de costes netos (Clutton-Brock, 2009). En algunos casos, los individuos *acosan* a otros miembros del grupo, hasta que consiguen que les ayuden. Las hembras de chimpancé acosan a los machos con quienes se espulgan habitualmente hasta que consiguen parte de la presa que poseen (Gilby, 2006). Alternativamente, los individuos dominantes pueden *castigar* a los subordinados que no les hayan ayudado. Los monos



rhesus dominantes *castigan* a los subordinados que no avisan cuando descubren buenos sitios de alimentación (Hauser, 1992) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 1). En ambos casos, la coacción es probable que obligue a los individuos a adoptar estrategias que no serían las óptimas si su comportamiento fuese libre (Clutton-Brock, 2009). Sin embargo, las *estrategias manipuladoras* no implican necesariamente la coacción y pueden proporcionar beneficios a otros miembros del grupo, así como costes (Clutton-Brock, 2009). Cuando los beneficios que se obtienen tienen efectos sustanciales sobre el *fitness*, la selección puede favorecer a los individuos que ajustan su comportamiento para maximizar los beneficios de los subproductos que reciben, generando ejemplos de *pseudorreciprocidad* (Leimar y Connor, 2003; Connor, 1995). Por ejemplo, asociándose regularmente con individuos dominantes y espulgándoles de forma repetida, los subordinados consiguen habituarles a su presencia, ganando protección frente a la competencia o la injerencia de otros subordinados (Machos: *Pan troglodytes*: Watts, 2002; Hembras: *Papio cynocephalus ursinus*: Barrett y cols., 2002; Cheney y Seyfarth, 2007). Del mismo modo, en muchas sociedades de primates, las hembras no reproductoras son fuertemente atraídas por las crías y pueden obtener beneficios, que van desde la experiencia de ser madres a la facilitación de alianzas futuras, al interactuar con ellas (Clutton-Brock, 2009). Las madres son inicialmente protectoras con sus hijos, pero las hembras no reproductoras consiguen modificar ese comportamiento, sentándose cerca de ellas o señalando sus intenciones amistosas y espulgándolas lo que facilita el acceso a su cría. Poco a poco las madres se habitúan a su presencia y se convierten en menos restrictivas hasta que las persistentes "pretendientes" son capaces de sostener o jugar con sus crías (*Papio cynocephalus ursinus*: Henzi y Barrett, 2002).

No obstante, las interacciones cooperativas a menudo pueden implicar a más de un mecanismo evolutivo por lo que los ejemplos de categorías discretas de cooperación son raros. Clutton-Brock (2009) sostiene que las *estrategias manipuladoras* pueden jugar un papel en el establecimiento y mantenimiento de las *interacciones mutualistas* a largo plazo. Por ejemplo, en muchos mamíferos sociales que viven en grupos estables, los individuos compiten para establecer relaciones con potenciales protectores, aliados o compañeros, utilizando una amplia gama de diferentes formas de comportamiento afiliativo, que incluye la formación de asociaciones estrechas, el *grooming*, el apoyo en las interacciones competitivas, la seguridad y el consuelo (de Waal, 1982; 1986; Smuts, 1985). Cuando las alianzas se rompen debido a los conflictos, se pueden tratar de minimizar las consecuencias mediante la reconciliación con los competidores, el apoyo a los ganadores o el consuelo a los perdedores (Aureli y cols., 1989; Aureli, 1992; Seed y cols., 2007) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 1), y cuando su estatus se ve amenazado por alianzas entre sus rivales, un individuo puede intentar destruir las relaciones entre sus rivales mediante una cooperación estratégica con sus aliados (de Waal, 1982). En muchos casos, los intentos de establecer y mantener relaciones útiles con otros individuos representan un componente de una estrategia más general de la modificación de su entorno social, a fin de maximizar su *fitness* (Clutton-Brock, 2009). En algunas especies, esto implica el uso de tácticas de coerción o de cooperación para facilitar el desarrollo de relaciones afiliativas a largo plazo con animales dominantes, aliados potenciales o futuros compañeros (de Waal, 1982; Smuts, 1985; Mitani, 2009). En otras, se utilizan tácticas similares para ajustar el tamaño o la composición familiar del grupo donde viven (Clutton-Brock, 2006). En tales casos, los intentos de evaluar los costes y beneficios de las acciones de cooperación en plazos de tiempo estrechos o para tratar las interacciones como episodios aislados tienden a ser engañosos (Clutton-Brock, 2009).

No obstante, Henzi y Barrett (1999) cuestionan la función de intercambio de *grooming* por el mantenimiento de las relaciones sociales a largo plazo, argumentando que la mayoría de los primates carecen de la capacidad cognitiva de registros a largo plazo. Ellos sugieren que el *grooming* es correspondido y /o intercambiado, sólo para obtener otros beneficios inmediatos. Por el contrario, Brosnan y de Waal (2002) sugieren que los registros a largo plazo no son el único mecanismo para lograr el intercambio recíproco. Podría ser apoyado también por mecanismos cognitivamente menos exigentes tales como la percepción de la disposición inmediata del socio a cooperar (*reciprocidad actitudinal*).

Por otro lado, los *modelos de reciprocidad*, las *interacciones mutualistas* y las *estrategias manipuladoras* explican las interacciones cooperativas entre individuos no emparentados, pero resultan insuficientes para cuantificar la inversión que hacen unos y otros en tales interacciones. Los estudios empíricos de cooperación llevan a pensar en cómo la variación en los costes y beneficios de la cooperación puede afectar al comportamiento de los individuos, y conduce a la elaboración de *modelos de mercado* para predecir cómo la variación en el suministro de servicios puede afectar a la cantidad de individuos que están dispuestos a *pagar* por ellos (Noë y Hammerstein, 1994). En los *mercados biológicos*, los individuos poseen el control de los recursos o de prestación de servicios que no pueden ser llevados por la fuerza, los recursos o bienes que son intercambiados se eligen de una amplia gama de parejas potenciales de acuerdo a un mecanismo de *subasta* o *puja* (*outbidding*) y las fuerzas de la oferta y la demanda determinan su valor (Noë y cols., 1991; Noë y Hammerstein, 1994, 1995; Barrett y Henzi 2006). El marco de los mercados, así, enfatiza en los mecanismos próximos por los cuales el resultante de cooperar es previamente negociado (Barrett y Henzi, 2006).

Aunque la *teoría de los mercados biológicos* (Noë y Hammerstein, 1994) proporciona predicciones importantes que se aplican tanto a las explicaciones de cooperación basados en las *interacciones mutualistas* o *estrategias manipuladoras* como a las basadas en los *modelos de reciprocidad*, la confirmación de esas predicciones no apoyan necesariamente la interpretación de las interacciones cooperativas entendidas como intercambios (Clutton-Brock, 2009).

En las últimas décadas, los estudios teóricos de la cooperación se han centrado principalmente en el desarrollo de *modelos de reciprocidad* entre los no parientes (Nowak, 2006), mientras que los estudios empíricos han explorado el papel del parentesco y, en menor medida, de las *interacciones mutualistas* y las *estrategias manipuladoras* (Brown, 1987; Clutton-Brock, 2002; Russell, 2004). La necesidad de una explicación integral de la conducta cooperativa ha llevado recientemente a intentos sistemáticos por definir conceptos clave y clasificar los modelos y mecanismos capaces de mantener un comportamiento cooperativo entre los no parientes (West, 2007; Lehman y Keller, 2006; Bergmüller y cols., 2007; West y cols., 2007). Por ejemplo, estudios recientes sugieren distinciones sucesivas (Bergmüller y cols., 2007) entre (1) los casos en que las acciones benefician a los demás, pero no implican costes para los iniciadores y acciones que implican costes para los iniciadores, (2) los casos en que los beneficios se expropian o se obtienen de forma voluntaria, y (3) los casos en que las respuestas de los destinatarios son costosas o libres de coste. Así, la insatisfacción con la evidencia empírica de la *reciprocidad directa*, especialmente en las poblaciones naturales, también ha crecido (Clutton-Brock, 2002; Bergmüller y cols., 2007; West y cols., 2007; Hammerstein, 2003). Las interacciones cooperativas entre no parientes que más se parecen a los intercambios previstos por la *reciprocidad directa* son aquellas en

las que dos o más individuos se dan asistencia mutua repetidamente dentro de unos plazos de tiempo cortos (Clutton-Brock, 2009). En los primates, las interacciones de *grooming* entre individuos no emparentados se considera que se pueden mantener mediante *reciprocidad directa*, donde el beneficio del *grooming* recibido, es posteriormente devuelto directamente con *grooming* (Mitani, 2006; Gomes y Boesch, 2011) o con otros beneficios indirectos (Dunbar, 1991).

### 1.3. Los calitrícidos y *Saguinus mystax*

#### 1.3.1. Taxonomía y características morfológicas

El tamarín de barba blanca, *Saguinus mystax*, es un primate del Nuevo Mundo perteneciente al infraorden de los Platyrrhini (Hershkovitz, 1977). Dentro de éste grupo, pertenece a uno de los taxones tradicionalmente más controvertidos, que es la familia Callitrichidae (Rylands y cols., 2000; Groves, 2001). Los calitrícidos están compuestos por 60 especies y subespecies (Rylands y cols., 2000; Groves, 2001) repartidos en 7 géneros (van Roosmalen y van Roosmalen, 2003): *Callimico*, *Callithrix*, *Mico*, *Cebuella*, *Callibella*, *Leontopithecus* y *Saguinus*. Todos ellos, con la salvedad de *Callimico goeldii*, comparten una serie de características morfológicas, reproductivas, sociológicas y ecológicas, que los hacen únicos entre los primates (Dawson, 1978; Neyman, 1978; Terborgh y Goldizen, 1985).

Entre las características morfológicas de los calitrícidos, encontramos que poseen uñas en forma de garras en todos los dígitos salvo en el *hallux*, dos molares (fórmula dentaria 2.1.3.2.) en vez de los tres típicos de los platirrininos, un tamaño

corporal que evolutivamente fue decreciendo en un proceso llamado enanismo evolutivo (Martin, 1992) hasta alcanzar unas medidas comprendidas entre los 120 g de *Cebuella* y los 650 g de *Leontopithecus* (Eisenberg y Redford, 1999) y una descomunal variedad en la coloración del pelaje y accesorios faciales como bigotes, crestas, penachos en las orejas, etc. Dentro del género *Saguinus*, los tamarines de barba blanca (*Saguinus mystax*) son los más grandes con una masa corporal aproximada de 550 g y 25 cm de longitud. El color del pelaje es completamente marrón salvo el morro que es blanco (Soini y Soini, 1990). No presentan dimorfismo sexual (Soini y Soini, 1990) aunque las hembras poseen glándulas suprapúbicas mucho más grandes que los machos (Heymann, 2003b).

Los calitricidos también presentan un sistema olfativo accesorio al sistema olfativo principal llamado *sistema vomeronasal* (Smith y cols., 2001). Este sistema alberga unas estructuras epiteliales altamente variables que se encuentran en la mucosa del septo nasal (los *órganos vomeronasales*). Al contrario que en los primates del Viejo Mundo, en los calitricidos y otros primates del Nuevo Mundo, los *órganos vomeronasales* poseen receptores que podrían responder a sustancias químicas no volátiles (Maier, 1980; Hunter y cols., 1984; Taniguchi y cols., 1992; Mendoza y cols., 1994). El marcaje odorífero de los calitricidos parece proporcionar evidencia indirecta de su funcionalidad dado que las glándulas secretan un líquido no volátil que podría ser recibido por este órgano (Epple, 1981). Así, la función del *sistema vomeronasal* se relaciona con los mecanismos neuroendocrinos de supresión reproductiva de las hembras subordinadas por parte de la hembra reproductora (Abbott y cols., 1993, 1998). Por otro lado, dentro de la familia de los calitricidos, los marmosetes (*Callithrix* y *Cebuella*) poseen características morfológicas específicas para el consumo de la goma

que no poseen los tamarines (*Leontopithecus* y *Saguinus*). Por un lado, presentan adaptaciones dentales que les permiten arañar la corteza de los árboles para estimular el exudado de la goma (Rosenberger, 1978) y también poseen modificaciones en el *hallux* que, posturalmente, les facilita situarse en los troncos de diámetros más anchos para una mejor recogida de esa goma (*Callithrix nigriceps*: Ferrari y cols., 1993). Por otro lado, poseen adaptaciones intestinales para su digestión, con un ciego relativamente grande y compartimentalizado que posibilita la fermentación de la goma a la vez que les permite deshacerse de los compuestos secundarios nocivos derivados de su digestión, como son los taninos y fenoles (*Callithrix nigriceps*: Ferrari y cols., 1993; *Callithrix emiliae*: Ferrari y Martins, 1992).

### 1.3.2. Características ecológicas

La mayoría de los calitricidos habitan en bosques tropicales y presentan adaptaciones especiales como pueden ser una vida arborícola, una dieta predominantemente frugívora e insectívora y un patrón de alimentación y forrajeo no sujeto a horarios, que responden a unos recursos distribuidos de manera irregular y cambiante (Klein y Klein, 1977). En numerosas especies de animales, la dieta está interrelacionada con muchas de las características territoriales, tales como el tamaño del *home range*, los patrones de movimiento o patrullaje sobre el mismo y el grado en el que el territorio puede ser defendido de intrusos (Brown, 1964; Grant y cols., 1992; McNab, 1963). Los primates frugívoros e insectívoros generalmente tienen mayores *home range* y viajan distancias diarias más largas en comparación con los folívoros, con el fin de obtener unos recursos que están más agrupados, son impredecibles y/o se agotan fácilmente (p. ej., fruta concentrada en distintos árboles) (Clutton-Brock y

Harvey, 1977; Oates, 1987). Del mismo modo, la variedad en la dieta parece determinar los patrones de descanso de algunas especies, ya que aquellas que dependen de una dieta más especializada, como las folívoras, suelen descansar por más tiempo, mientras que las que poseen una dieta más variada, como las frugívoras e insectívoras, lo hacen por un intervalo de tiempo menor (Sussman, 1977). Partiendo de los *presupuestos de tiempo* (*time budgets*) que tienen los animales para realizar sus actividades diarias es posible determinar tanto su perfil de actividad como el patrón que presentan a la hora de realizarlas. Las variaciones en el tiempo dedicado a las actividades sociales, a las de subsistencia i.e., forrajeo y alimentación y a los desplazamientos en especies estrechamente relacionadas, a menudo indican diferentes adaptaciones a sus ambientes locales (*Cebus* ssp. Matthews, 2009). No obstante, la gestión del tiempo, además de con el hábitat de un animal, está relacionada, también, con el entorno social (Pollard y Blumstein, 2008). Dado que el tiempo en sí es un recurso limitado, cuando los animales se ven obligados a dedicarlo a satisfacer las actividades de subsistencia, el tiempo dirigido a las actividades sociales, p.ej., *grooming*, puede verse disminuido, y con ello, la estabilidad de los grupos y su tamaño (Dunbar, 1992b). Así, a través del tamaño del grupo, los *presupuestos de tiempo* también pueden finalmente influir en la distribución geográfica de algunas especies (Hill y cols., 2003; Korstjens y cols., 2006; Korstjens y Dunbar, 2007).

La distribución geográfica de *S. mystax* abarca las zonas amazónicas de Brasil y Perú (Soini y Soini, 1990; Rylands y cols., 1993) y está limitada en el norte (en Perú y Brasil) por el Río Amazonas, por el oeste (en Perú) por el Río Amazonas y el bajo Ucayali y por el este (en Brasil) por el Río Tefé. Hacia el sur, se expanden hasta una latitud de 10° 41' S y 73° 48' W, aunque se desconocen los límites exactos (Rylands y



cols., 1993). Su hábitat abarca bosques primarios y secundarios, así como zonas mixtas de cultivos frutales (Soini y Soini 1990). Su alimentación se compone fundamentalmente de fruta, de insectos y de pequeños vertebrados (Knogge y Heymann, 2003). Al contrario que los marmosetes (géneros *Callithrix* y *Cebuella*), los tamarines (géneros *Saguinus* y *Leontopithecus*) no pueden alimentarse de goma, siendo éste el factor clave para establecer diferencias de hábitat entre los calitrícidos (Moynihan, 1976; Neyman, 1978; Savage, 1990; Garber y cols., 1984; Garber, 1993a). Además de las adaptaciones morfológicas intestinales de los marmosetes para digerir la goma (Power, 1991; Ferrari y Martins, 1992; Ferrari y cols., 1993), otros factores como las estrategias de búsqueda de alimentos, altura y técnicas de forrajeo, también se corresponden con distintos patrones del uso espacial y estructural del hábitat en el que viven (Porter, 2001). Porter (2004) muestra cómo tres especies simpátricas (*Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus* y *Callimico goeldii*) que se encuentran verticalmente estratificadas, presentan distintos estilos de locomoción y unos patrones de actividad específicos de cada especie. Mientras que *S. labiatus* se desplaza, forrajea y se alimenta más que las otras dos especies, *C. goeldii* descansa y escanea el entorno más que cualquiera de las dos especies de *Saguinus*. Basándose en la comparación de la dieta de las tres especies, sugiere que estas diferencias conductuales están relacionadas con diferencias en su dieta y estrategias de forrajeo (Porter, 2001).

El tamarín de barba blanca es arborícola y ocupa los estratos medios y altos de los bosques (9-16 m, Heymann y Buchanan-Smith, 2000). Recorre, a menudo asociado a otras especies de calitrícidos (*S. fuscicollis*) formando tropas mixtas (Smith, 1997; Heymann y Buchanan-Smith, 2000), una distancia diaria aproximada de entre 1500-1800 m (Culot, 2009; Smith, 1997) en un territorio que abarca unas 40 ha. Las zonas de

solapamiento con territorios de grupos vecinos son, con frecuencia, lugares de encuentro entre grupos (entre 1-2 encuentros cada 2-3 días) que a menudo ocurren al inicio del periodo de actividad (sobre las 6:00-7:00: Smith, 1997). El resto del día y la noche que permanecen inactivos, lo hacen en los árboles dormitorio, con frecuencia en las copas o sobre las ramas más altas o bien sobre las palmas *Ungurauhi* (*Jessenia bataua*: Heymann, 1995; Smith, 1997; Smith y cols., 2007). Cambian de nido cada noche aunque pueden utilizar un mismo lugar de dormir a lo largo del tiempo. Rara vez utilizan un mismo nido dos noches consecutivas (Heymann, 1995; DiBitetti y cols., 2000; Smith y cols., 2007).

### 1.3.3. Características reproductoras

Los calitrícidos presentan unas *características reproductoras* peculiares. La hembra reproductora de cada grupo, da a luz a gemelos dicigóticos (Ziegler y cols., 1990; Baker y Woods, 1992; Tardif y cols., 2003). Dichos gemelos pueden, además, ser quiméricos (Haig, 1999). El *quimerismo genético* surge del intercambio de células coriónicas entre gemelos, en los estadios iniciales del desarrollo embrionario (*Callithrix jacchus*: Benirschke y cols., 1962; *Saguinus geoffroyi*: Wislocki, 1939). Este intercambio celular se da en todos los tipos de tejidos, incluyendo el germinal, por lo que los espermatozoides pueden ser, también, genéticamente quiméricos y transmitir a la descendencia alelos del hermano gemelo adquiridos en el útero (Ross y cols., 2007). Una vez que nacen los gemelos, las hembras reproductoras presentan ovulación postparto, pudiéndose volver a quedar preñadas tras 2 a 4 semanas después del parto (Heistermann y Hodges, 1995; French y cols., 2002; Tardif y cols., 2003; pero ver Löttker y cols., 2004).

Por otro lado, es habitual la monopolización reproductiva de una única hembra por grupo (French, 1997). Las causas pueden ser una supresión fisiológica de la ovulación de las hembras subordinadas, una inhibición comportamental que impide que se apareen ó ambas a la vez. Los mecanismos que subyacen a esas causas pueden ser neuroendocrinos, relacionados con la anovulación (Saltzman y cols., 1994, 1998; Ziegler y cols., 1995; Smith y French, 1997) y/o comportamentales, relacionados con la inhibición de la respuesta sexual de las hembras subordinadas (Widowski y cols., 1990). Los estudios realizados con *Saguinus* en cautividad, demuestran que las hijas adultas no entran en el ciclo ovulatorio mientras permanecen en el grupo natal (Epple y Katz, 1984; Ziegler y cols., 1987; Kuederling y cols., 1995). Sin embargo, la supresión ovulatoria no parece cumplirse con calitrícidos en libertad (Savage y cols., 1997; Albuquerque y cols., 2001; French y cols., 2003; Löttker y cols., 2004). La monopolización reproductiva también se da en los machos (*S. mystax*: Huck y cols., 2005), aunque los mecanismos que la promueven resultan menos claros. En los tamarines las interacciones agonísticas entre los machos de un mismo grupo son raras en libertad (Caine, 1993; Goldizen, 1989; Heymann, 1996; Huck y cols., 2004a) por lo que resulta difícil el establecimiento de relaciones jerárquicas entre ellos (Knox, 1989; Caine, 1993). Por otro lado, los niveles hormonales entre machos adultos tampoco parecen variar dentro de los grupos (*S. mystax*: Huck y cols., 2004a). Así, se baraja la competición del esperma (Garber y cols., 1996; Soini y Soini, 1990), como mecanismo de competición alternativo que conduce al éxito reproductivo de uno de ellos sobre los demás.

### 1.3.4. Sistemas de crianza cooperativa

Los *sistemas de crianza cooperativa* han sido reconocidos en una amplia gama de especies, entre aves, mamíferos y peces (Stacey y Koenig, 1990, Solomon y French, 1997; Bergmüller y Taborsky, 2005). Los cooperantes pueden ayudar a los padres genéticos mediante la realización de tareas tales como la incubación de los huevos, la lactancia, el aprovisionamiento de alimentos, la protección o la termorregulación. En algunas especies, se reproducen varios miembros del grupo y participan en el cuidado infantil dentro de un nido o guarida comunal, actuando tanto como padres para sus propios hijos, como cooperantes para los hijos de otros (Lewis y Pusey, 1997; Gilchrist, 2007; *Mungos mungo*: Gilchrist, 2004). En especies con alto sesgo reproductivo, los miembros no reproductivos y filopátricos de un nacimiento anterior, actúan como cooperantes, mientras esperan su propio momento de reproducción (Stacey y Koenig, 1990, Solomon y French, 1997). Por ejemplo, las ratas topo (*Heterocephalus glaber*), se reproducen en colonias de 10 a 300 miembros en el que los machos y hembras proporcionan tareas de cuidado aloparental (*alloparenting*) a una hembra reproductora y hasta tres machos reproductores (Lacey y Sherman, 1997).

Los calitrícidos suelen formar grupos de entre 2 a 20 individuos, que se organizan formando *sistemas de crianza cooperativa*, donde todos los miembros del grupo, con independencia del grado de parentesco, participan en el cuidado de las crías tanto en su transporte como en el reparto de los alimentos (Terborgh y Goldizen, 1985; Tardif y cols., 1993). El *sistema de crianza cooperativa* de los calitrícidos, se ha relacionado con las elevadas demandas de energía que les supone a las madres el transporte de las crías (Tardif y cols., 1993; Tardif, 1994; Garber y Leigh, 1997; Sánchez y cols., 1999), de tal manera que les sería más costoso sacarlas adelante sólo con la ayuda del padre (Garber y cols., 1984; Goldizen, 1987; Tardif y cols., 1990).

Desde un punto de vista evolutivo, para los individuos reproductores, la disponibilidad en el grupo de cooperantes capacitados para colaborar en el transporte y cuidado de sus crías, puede aumentar la probabilidad de supervivencia de las mismas y garantiza su *fitness* (Price, 1991; Tardif, 1997). Tanto en libertad como en cautividad, el número de cooperantes correlaciona positivamente con el número de crías que sobreviven a la edad juvenil (En libertad: *S. mystax*: Garber y cols., 1984; Culot y cols., 2011; *S. oedipus*: Savage y cols., 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1988; en cautividad: *S. oedipus*: Johnson y cols., 1991). No obstante, se ha encontrado el caso de una pareja monógama capaz de criar con éxito a sus descendientes (*Saguinus imperator*: Windfelder, 2000).

Aunque en los criadores comunales, el *alloparenting* se puede intercambiar recíprocamente, y los beneficios directos de *fitness* se acumulan en los individuos que comparten la atención de las crías (Gilchrist, 2007), en especies con ayudantes no reproductivos, como muchos calitricidos, la moneda y el momento del intercambio cooperativo puede ser diferente y puede apoyar diferentes aspectos del *fitness* entre los individuos durante el intercambio (Gaston, 1978; Clutton-Brock, 2002; Bergmüller y cols., 2007) en forma de beneficios directos e indirectos. Entre los beneficios directos del *alloparenting*, cabe destacar, por un lado, la adquisición de experiencia en el cuidado de las crías ya que practicar con las crías de la hembra dominante aumenta las probabilidades de supervivencia de las propias en un futuro (Komdeur, 1996; Snowdon, 1996). Por otro lado, permaneciendo por más tiempo en el grupo familiar, pueden evitar tener que hacer frente al periodo de alto riesgo que supone permanecer sólo hasta encontrar o formar un nuevo grupo (Cockburn, 1998; Grinnell y cols., 1995). Otros posibles beneficios directos pueden ser el acceso a posibles parejas y la herencia del territorio, así como la posición reproductora (Cockburn, 1998; Grinnell y cols., 1995).

Entre los beneficios indirectos, está el hecho de que el aumentar el *fitness* de individuos emparentados, a través del cuidado de sus crías, también aumenta su propio *fitness* por compartir con ellos un determinado porcentaje de genes (Creel, 1990; West y cols., 2001; Clutton-Brock y cols., 2000).

### 1.3.5. Sistemas de apareamiento

Los calitricidos poseen *sistemas de apareamiento* flexibles, pudiendo ser *monógamos*, *poliándricos*, *poligínicos* y *poliginándricos*, y pudiendo variar dentro de un mismo grupo como entre los diferentes grupos (Garber, 1997; Baker y cols., 2002; Goldizen 2003; Saltzman 2003). En el género *Saguinus*, al igual que en *Leontopithecus*, prevalece la *poliandria* (Price y McGrew, 1991), y ocasionalmente, la *poliginandria* (Goldizen, 1987, 1988; Caine, 1993; Goldizen y cols., 1996). La *poliandria* se establece cuando los machos maximizan su *fitness* renunciando oportunidades de apareamiento con otras hembras, haciendo que múltiples machos se apareen y permanezcan junto a una única hembra (Schaffner y French, 2004). La alta variabilidad que existe entre los géneros respecto a los *sistemas de apareamiento*, se relaciona con los costes diferenciales de la crianza de las crías en cada uno de ellos, presentando más *poliandria* y/o *poliginandria* (con varios machos y hembras reproductores por grupo), aquellos géneros en los que la crianza es más costosa (Heymann, 2000; Goldizen, 2003; Tardif y cols., 1993, 2002). Así, en calitricidos (*Cebuella pygmaea*: Soini, 1987; *Callithrix humeralifer*: Rylands, 1986, Ferrari y Digby, 1996; *Callithrix flaviceps*: Ferrari, 1992; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987; *S. mystax*: Garber y cols., 1993; *Leontopithecus rosalia*: Baker y cols., 1993) pero también en otros mamíferos (*Helogale parvula*: Keane y cols.,

1994; *Lycaon pictus*: Creel y Creel, 2002) que presentan *crianza cooperativa*, la *poliandria* es el *sistema de apareamiento* más frecuente.

Aunque el origen de la *poliandria* es bien conocido en otros mamíferos (*H. parvula*: Keane y cols., 1994; *L. pictus*: Creel y Creel, 2002), en los calitricidos, dos de los estudios más completos y largos sobre la organización social y *poliandria* (*S. fuscicollis*: Goldizen 1987; *L. rosalia*: Baker y cols., 1993), difieren en las razones que la originan así como en las dinámicas sociales observadas. La estrategia de la no-monopolización reproductiva de la hembra (o *verdadera poliandria*) (Goldizen, 1987), argumenta la existencia de *poliandria* basándose en los requerimientos reproductivos de las hembras. El parir gemelos dicigóticos (Ziegler y cols., 1990; Baker y Woods, 1992; Tardif y cols., 2003) cuyas masas corporales al nacer suponen un 20 % de la masa corporal de la madre (Tardif y cols., 1993), requiere la ayuda de dos o más individuos para garantizar la supervivencia de las crías (Goldizen, 1987) y, por tanto, los machos adicionales del grupo son los encargados de proporcionar ese cuidado cuando los grupos son más pequeños. Esto hace que no exista preferencia alguna de la hembra por relacionarse con un macho en concreto, disminuyendo la competición entre ellos. Sin embargo, Baker y cols. (1993), definen la estrategia de *L. rosalia* como *monopolización reproductiva* y sitúan el origen de la *poliandria* en una fuente limitada de recursos, incluyendo el de hembras reproductivas. Por tanto, los distintos machos de un grupo compiten por el acceso a la hembra reproductora, siendo sólo uno el que copula con ella y, por tanto, el padre de la descendencia. De acuerdo a ello, los machos adultos no reproductores, permanecen en el grupo natal, sustituyendo en última instancia al macho reproductor, ya que esperar en su grupo les garantiza un *fitness* mayor que el que les proporciona el emigrar (Baker y cols., 1993; Dunbar, 1995).

Los tamarines de barba blanca (*S. mystax*) viven en grupos poliándricos (Löttker y cols., 2004; Huck y cols., 2005) y en promedio, presentan 2.1 machos por grupo (Heymann, 2000). En ocasiones, los machos emparentados emigran juntos de sus grupos de origen (Huck y cols., 2005). A su vez, presentan características de ambos tipos de estrategias reproductivas descritas arriba, ya que por un lado existe la monopolización de la reproducción por parte de una única pareja reproductora por grupo (Garber y cols., 1984; Huck y cols., 2004a), y por el otro, la *poliandria* se podría interpretar como una estrategia de la hembra reproductora para favorecer el *alloparenting* de todos los machos, ya que, como sugieren Huck y cols. (2005), sólo estarían dispuestos a cooperar si previamente copulan con ella. De hecho, en los calitrícidos, la producción de gemelos dicigóticos (Ziegler y cols., 1990; Baker y Woods, 1992; Tardif y cols., 2003), posibilita que la paternidad de los gemelos en una misma preñez esté repartida, y por tanto también el *fitness* de los padres (*S. mystax*: Löttker, 2005). Por otro lado, en caso de que los machos estén emparentados, el *fitness* indirecto también podría favorecer el *alloparenting* (Creel, 1990; West y cols., 2001; Clutton-Brock y cols., 2000). Es más, si dos machos son, a su vez, gemelos, los descendientes de uno de ellos pueden poseer algunos alelos del otro (el tío), dado el *quimerismo genético* (Ross y cols., 2007).

### 1.4. Los calitrícidos y el *grooming* como moneda de intercambio

Goldizen (1989), estudia las relaciones de *grooming* en *S. fuscicollis* en condiciones de libertad, con el estatus reproductivo y genético de los individuos desconocido. En él, encuentra que los machos espulgan más a la hembra que al revés y sugiere que los machos son más responsables que las hembras a la hora de mantener los



vínculos de pareja. Observa, también, que los machos espulgan más a los descendientes que la hembra. Así, reporta que existen diferencias en la inversión total de machos y hembras en cuanto a los cuidados de los descendientes, aunque no establece quién de los dos invierte más, cuantitativamente.

Otro estudio realizado con calitrícidos en libertad y sin un estatus reproductivo ni genético conocido (*S. mystax*: Heymann, 1996), señala la existencia de una fuerte asimetría de *grooming* entre uno de los machos y el resto de miembros del grupo. Según argumenta para la asimetría del *grooming* entre ese macho y la hembra, podría deberse a una estrategia empleada para asegurar el acceso sexual a ella, en particular, en las épocas de estro (Epple, 1975). Con respecto a la asimetría encontrada entre los machos adultos, así como sus respectivas relaciones de *grooming* con la hembra (siendo la relación de *grooming* del otro macho más simétrica con la hembra) explica que la *poliandria* podría no ser suficiente para describir la estructura interna de los grupos. En relación a la intensidad con la que dirige el *grooming* uno de los machos al otro, expone que puede deberse o bien a un posible parentesco existente entre ellos, o bien a la necesidad que pueda tener para que ese macho ayude en la crianza. Propone que incluso podría existir la posibilidad de que utilice el *grooming* como forma de mantener una relación de dominancia y control sobre él, ya que el hecho de espulgarles intensamente, tanto a él como a la hembra, puede servir para limitarles que lo hagan entre sí (Seyfarth, 1977). Para la asimetría del *grooming* encontrada entre uno de los machos con las crías, juveniles y subadultos, sugiere que se puede tratar de una forma de inversión parental directa. Por último, los bajos niveles de *grooming* dirigidos por la hembra los justifica dada la ausencia de otras hembras con las que competir por la posición reproductora (Savage, 1990). En cuanto a la diferente cantidad de *grooming* que proporciona a cada

uno de los machos, dice que podría depender del diferente atractivo sexual de uno y otro como pareja así como de la posible necesidad de un macho extra que actúe como cooperante.

Lazaro-Perea y cols., (2004), en un trabajo con grupos de *C. jacchus* en libertad y con un estatus reproductivo conocido de los individuos, determinan que las hembras reproductoras de *C. jacchus*, emplean el *grooming* como incentivo para que las hembras no reproductoras (adultas y subadultas) retrasen la salida y se queden por más tiempo en el grupo natal para ayudar en la crianza y en la vigilancia o la defensa del territorio (*Pay for help*: Lazaro-Perea y cols., 2004). A su vez, también observan que las hembras subadultas emplean el *grooming* como medio para fortalecer el vínculo con la hembra reproductora y permanecer en el grupo natal (*Pay to stay*: Lazaro-Perea y cols., 2004).

Löttker y cols., (2007), por su parte, además del estatus reproductor de los individuos, aportan las relaciones genéticas existentes entre ellos, así como las fases reproductivas de la hembra reproductora, en dos grupos de *S. mystax* en condiciones de libertad. Así, observan que en el grupo de estudio más pequeño, las hembras reproductoras espulgan por más tiempo a los ayudantes que en el grupo más grande. Estudiando el *grooming* en distintos periodos reproductivos, encuentran que, en los periodos con crías dependientes, el *grooming* es simétrico entre las hembras reproductoras y los demás miembros del grupo o que incluso son espulgadas por más tiempo por parte de los demás miembros del grupo. Según dicen, una posible explicación para esta mayor cantidad de *grooming* recibida por las hembras reproductoras puede ser que el alto coste energético en periodos de crías dependientes, les haga retrasar el pago de los servicios a los cooperantes (Huck y cols., 2004b). Por

otro lado, en los periodos de actividad ovárica, las hembras reproductoras utilizan el *grooming* como mecanismo para consolidar el acceso al macho reproductor, proporcionándoles más *grooming* que el que reciben a cambio. Dado que en los calitricidos, la reproducción es fuente de competición entre las hembras (Heymann, 2003a, b) exponen que el fortalecimiento de las relaciones sociales con los machos puede ser importante para las hembras reproductoras incluso en grupos donde no hay más hembras adultas, bien por el riesgo de inmigración de hembras adultas de grupos vecinos, como por el riesgo de emigración del macho reproductor (Löttker y cols., 2004). Por último, Löttker y cols. (2007), aunque no lo publican, también mencionan que durante la gestación de la hembra, el macho reproductor proporciona, en comparación, más *grooming* a uno de los machos que potencialmente pueden reproducirse que al revés. Teniendo en cuenta que ese macho que potencialmente puede reproducirse, es el que más transporta de todos y que la pareja reproductora (el padre y la madre) transporta menos a las crías que cualquier otro adulto del grupo, explican que puede deberse a que esté siendo pagado por ello (*Pay for help*: Lazaro-Perea y cols., 2004).

Otro trabajo realizado con *S. oedipus* en cautividad y con el estatus reproductivo así como genético de los individuos conocido, es el de Ginther y Snowdon (2009). En él, estudian el intercambio de *grooming* por transporte infantil realizado entre los padres y los hijos adultos y concluyen que los padres pueden invertir en *grooming* como un mecanismo comportamental de gratificación de los hijos adultos, cuya ayuda les resulta valiosa. Aunque ambos padres gratifican mediante *grooming* la ayuda de los cooperantes, madres y padres lo utilizan de forma distinta. Como era de esperar, las madres espulgan a los mejores cooperantes, mientras que, en contra de lo previsto, los

padres se comportan de manera más positiva hacia el hijo adulto que previamente proporciona los niveles más bajos de transporte. Argumentan que el hecho de dirigir *grooming* específicamente a un tipo de cooperante y otro, se debe a que en contraste con las madres, que se ven obligadas a invertir siempre en lactancia y transporte (McGrew, 1988; Tardif y cols., 1990) y, por tanto, a partir de un número determinado de cooperantes su inversión parental se estanca, los padres siguen disminuyendo de forma paulatina su inversión, en tiempo de transporte y en pérdida de peso, con el aumento del número de cooperantes (McGrew, 1988; Savage y cols., 1996; Achenbach y Snowdon, 2002) o el aumento del porcentaje de transporte realizado por los cooperantes (Tardif y cols., 1990). Por tanto, mientras los padres estarían interesados en reclutar cuantos más cooperantes mejor, poniendo especial énfasis en los malos, incluso “animándoles” a cooperar más, las madres preferirían invertir sólo en los buenos. No obstante, aunque encuentran que las tasas de *grooming* varían linealmente con los niveles de transporte, no proporcionan evidencia de que el *grooming* funcione de acuerdo con los *mercados biológicos* (Noë y Hammerstein, 1995; Noë y cols., 1991) ya que no encuentran que el *grooming* de los padres varíe en función del número de cooperantes o la experiencia previa de los mismos.

En los estudios de *C. jacchus* de Lazaro-Perea y cols. (2004) y de *S. mystax*, de Löttker y cols. (2007), se ve cómo las hembras reproductoras dirigen el *grooming* diferencialmente en función de su estado reproductivo y en función del sexo y edad de los otros individuos. Se ve, también, cómo la existencia de crías en el grupo o el propio tamaño grupal, son variables que hay que tener en cuenta a la hora de entender las asimetrías en el *grooming* por parte de las hembras reproductoras. De manera similar, Ginther y Snowdon (2009), con *S. oedipus*, proporcionan evidencia de que el *grooming*

se distribuye de manera desigual entre padres y descendientes en función del sexo de unos y de otros. Otros trabajos (*S. mystax*: Huck y cols., 2004a) acercándose más a las relaciones entre los machos, tratan de identificar cuáles son los mecanismos de monopolización de la reproducción entre ellos, algo bastante estudiado en las hembras (*Supresión anovulatoria*: Saltzman y cols., 1994, 1998; Ziegler y cols., 1995; Smith y French, 1997; *Inhibición de la respuesta sexual*: Widowski y cols., 1990), pero no aportan información sobre la distribución y la reciprocidad del *grooming* entre ellos.

### 1.5. Objetivos e hipótesis

Este estudio fue llevado a cabo en cinco grupos de *Saguinus mystax* en condiciones de libertad en la Amazonía de Perú. El primer objetivo de este estudio es describir, en nuestra población, los *presupuestos de tiempo* (*time budget*) que los tamarines emplean en las diferentes actividades y ver cómo se distribuyen a lo largo del día. Por otro lado, se pretende evaluar si entre los grupos estudiados existen diferencias en los *time budgets* que pudiesen conducir a diferencias en el tiempo dedicado a las interacciones sociales.

A continuación, se pretende explorar el papel del *grooming* en el mantenimiento de las relaciones sociales de los machos. Dado que los análisis genéticos revelaron que los machos en edad reproductora en los diferentes grupos estudiados, son principalmente hermanos (ver Figura 4) cabría esperar que, en una situación de monogamia reproductiva, los machos no reproductores pero potencialmente reproductores, maximicen los beneficios que puedan obtener por medio de la *eficacia inclusiva*, esto es, por la supervivencia y reproducción de su hermano con estatus reproductor. Dada la importancia de los beneficios obtenidos por la *eficacia inclusiva* en estas especies (presentando incluso procesos de intercambio de material genético entre hermanos que son gestados simultáneamente), cabe esperar que en los grupos monógamos, los machos potencialmente reproductores espulguen incluso más al macho reproductor (su hermano) que a la hembra reproductora.

La *teoría de los mercados biológicos* (Noë y Hammerstein, 1995) plantea que el *grooming* se puede utilizar como medida de intercambio social de otro tipo de favores, y

por ello, se explorará el posible intercambio de *grooming* en dos contextos relacionales diferentes: 1) el posible intercambio de *grooming* por parte de los machos por sexo con la hembra reproductora (reproducción), y 2) el posible intercambio de *grooming* por parte de los machos que hayan tenido éxito en la reproducción por ayuda con los descendientes no reproductores (cooperación).

Al haber una única hembra fértil por grupo se esperaría que todos los machos no emparentados y en edad fértil, intentaran aumentar sus opciones de apareamiento con ella espulgándola. Sin embargo, al estar la reproducción limitada a la presencia de una única pareja reproductora por grupo (Huck y cols., 2005), esperamos que haya una relación de la hembra más intensa (mayores niveles de *grooming* dado y recibido) con uno de los machos, que será el que los análisis genéticos indiquen como padre de la última camada. Asimismo, dado el interés de las hembras reproductoras por afianzar, también, su posición frente a posibles competidoras (Heymann, 2003b; Löttker y cols., 2007), cabría esperar que la relación de *grooming* fuese más simétrica entre machos y hembras reproductoras, que entre las hembras reproductoras y los machos potencialmente reproductores, a quienes deberían devolver una menor cantidad de *grooming* de la recibida, en comparación con los machos reproductores.

Por último, en relación a la disponibilidad de ayuda en la crianza, los machos reproductores (y también las hembras reproductoras) deberían estar interesados en que los cooperantes permanezcan en el grupo, especialmente aquellos que más participan, esto es, los descendientes adultos y subadultos. Por ello, esperamos una relación más asimétrica entre los machos reproductores y los descendientes no reproductores, a quienes deberían intentar recompensarles o incentivarles por su ayuda en la crianza (*Pay*

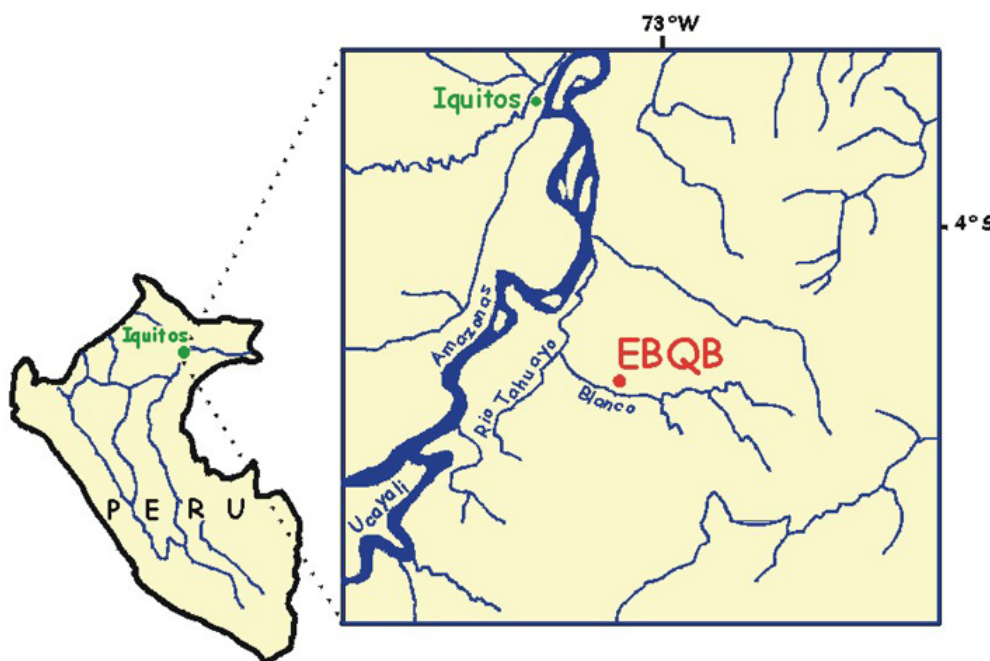
*for help*: Lazaro-Perea y cols., 2004; Ginther y Snowdon, 2009), que entre los machos potencialmente reproductores y los descendientes no reproductores, entre los que esperamos poco espulgamiento y simétrico dada la heterogeneidad de intereses que presentan.



## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1. Lugar y sujetos de estudio

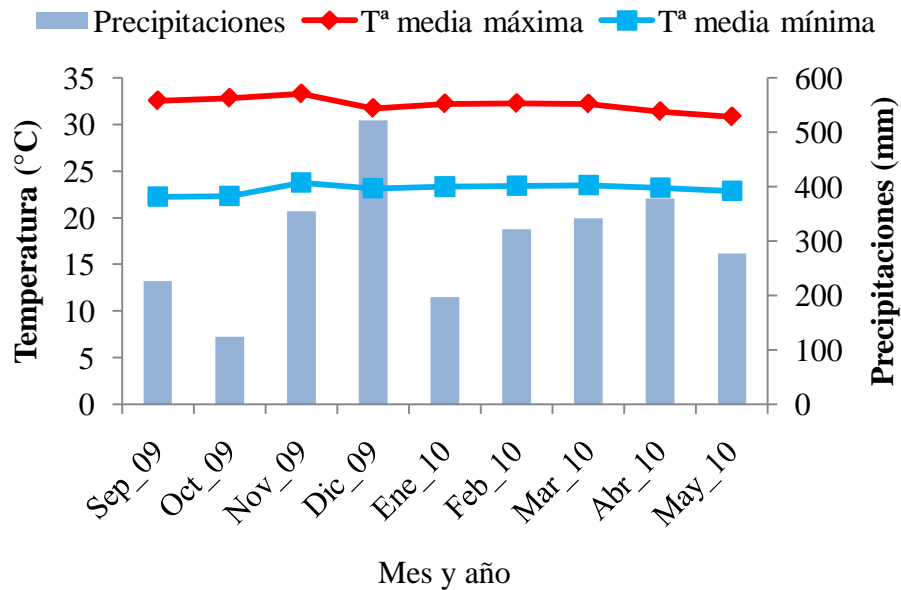
La toma de datos del presente estudio se llevó a cabo desde enero hasta diciembre de 2001 y desde septiembre 2009 a mayo de 2010, en la Estación Biológica Quebrada Blanco (EBQB), perteneciente al *Deutsches Primatenzentrum* (Göttingen, Alemania) ubicado en la riberia del Río Blanco, un afluente del Río Tahuayo, en el noreste de Perú ( $4^{\circ}21'S$   $73^{\circ}09'W$ ) (Figura 1; para más detalles, ver Heymann [1995]).



**Figura 1. Localización de la Estación Biológica Quebrada Blanco (EBQB) en Perú.**  
(Dibujo original de Ulrike Walbaum)

El área de Iquitos (Región de Loreto, Perú) a la que pertenece la EBQB, está caracterizada por un clima tropical húmedo a lo largo de todo el año sin unos meses estrictamente secos (Marengo, 1998). Así, las precipitaciones anuales, que rondan entre

los 2.400 y 3.100 mm, se distribuyen de tal forma que no existe un periodo seco demasiado extenso y donde los meses raramente registran precipitaciones inferiores a 50 mm (Marengo, 1998). En el periodo de estudio comprendido entre septiembre de 2009 a mayo de 2010, las temperaturas mensuales medias registradas en la estación meteorológica de Tamshiyacu (la más próxima a la EBQB, a unos 40 km al noroeste) variaron entre 30,8 °C y 33,3 °C, las máximas y entre 22,3 °C y 23,8 °C, las mínimas (Figura 2). A lo largo de todo el 2001, las temperaturas mensuales medias variaron, entre 25,0 °C y 27,7 °C las máximas y 21,4 y 23,3 °C, las mínimas (Huck, 2004). Asimismo, durante los nueve meses entre 2009 y 2010, se registraron unas precipitaciones totales de 2.734,7 mm, muy parecidas a las caídas en todo el año en 2001 (2.781,0 mm, Huck, 2004) y la media diaria no mostró diferencias significativas (Wilcoxon,  $Z=0.20$ ,  $df=119$ ,  $P=0.84$ ) entre las estaciones descritas por Garber (1993b) para la zona (húmeda temprana: septiembre-enero: 10,2 mm  $\pm$ 21,0 y húmeda: febrero-mayo: 9,8 mm  $\pm$ 16,4).

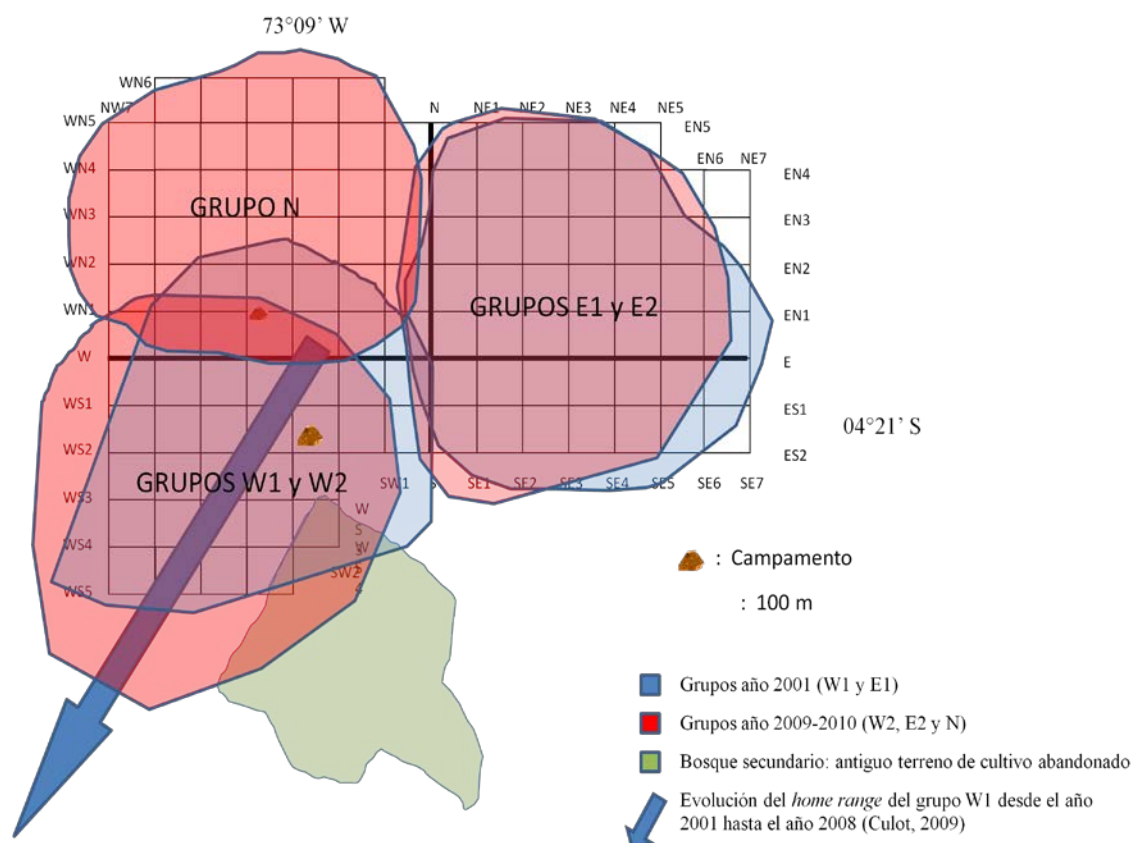


**Figura 2. Variación mensual de las temperaturas medias máximas y mínimas y precipitaciones totales en la región durante el periodo de estudio de 2009-2010.** Los datos fueron recogidos en la estación meteorológica de Tamshiyacu y facilitados por el SENHAMÍ (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú).

La zona de estudio comprendía aproximadamente 100 ha (1 km<sup>2</sup>) de bosque primario de tipo tropical húmedo, de las cuales 89, estaban divididas en un sistema de transectos de 1 ha (100 m x 100 m) con intersecciones marcadas siguiendo un código de cifras y letras (Figura 3). Los alrededores de la zona de estudio estaban compuestos por bosque primario y secundario. La parte más meridional de la zona de estudio incluía un terreno de unas 15 ha utilizado para el cultivo, cuya mayor parte había sido abandonada diez años atrás, permitiendo su regeneración (Figura 3). Tras la primera tala y quema del bosque primario en 1984, se habían cultivado distintas especies de plantas dirigidas al consumo humano como bananas (*Musa*, sp.), yucas (*Manihot esculenta*) y uvillas (*Pouroma cecropifolia*). A partir de 1990, se convirtió en zona de pastoreo de ganado hasta que en 1999, su uso fue decreciendo hasta el abandono. Durante ese periodo se plantaron, también, algunas especies de cultivo para el consumo humano (pijuyo palmito: *Bactris gasipaes* y aguaje: *Mauritia flexuosa*) que aún eran visibles en 2009-

2010 (información extraída de Culot, 2009). En septiembre de 2009, la zona de bosque secundario estaba caracterizada por una baja diversidad de plantas (Culot, 2009) y dominada por maleza y árboles cuya altura no superaba los 5 metros, habituales en este tipo de bosques.

En este estudio utilizamos en total cinco grupos distintos de *Saguinus mystax* en condiciones de libertad, cuyos datos fueron recogidos en dos periodos de estudio distintos (W1y E1: 2001; W2, E2 y N: 2009-2010) (Figura 3). Por un lado, para el estudio de los *presupuestos de tiempo* dedicados a las distintas actividades (*time budgets*), utilizamos los tres grupos observados en el mismo periodo de tiempo 2009-2010 (W2, E2 y N). Por otro lado, para el estudio del *grooming*, los grupos E2 y W2 fueron utilizados junto a los grupos observados en 2001 (E1 y W1) por Maren Huck y Petra Löttker. Los grupos W1 y E1 se corresponden con los grupos W y E en Löttker y cols. (2004) y Huck y cols. (2005). Cada uno de los grupos ocupaba un territorio aproximado de unos 600 m x 600 m (Figura 3). Ningún individuo de los de 2001 estuvo presente en 2009 y aunque los grupos W2 y E2 ocuparon aproximadamente la misma área territorial que W1 y E1, respectivamente, el grupo W2 se desplazó ligeramente hacia el suroeste en comparación con la distribución del grupo W1 (Figura 3). Se llevó a cabo la identificación individual de los miembros de cada grupo aprovechando las características fisionómicas individuales. Consideramos tres estados de desarrollo distintos, adultos (>19 meses), subadultos (12-19 meses) y juveniles (3-12 meses) (Löttker y cols., 2007).



**Figura 3. Sistema de transectos de la Estación Biológica Quebrada Blanco (EBQB) y áreas territoriales de los grupos estudiados en 2001 y 2009-2010.** La representación gráfica del área total cubierta por los grupos W1 (2001) y W2 (2009-2010) ha sido estimada partiendo de la información geoespacial de Laurence Culot (2009) (utilizando el método del “mínimo polígono convexo”) para los años 2000 y 2008, respectivamente. El territorio del grupo E1 es una representación aproximada basada en el número de puntos de observación de los animales realizada por Maren Huck en 2001. La representación gráfica del territorio de los grupos restantes es orientativa.

El grado de parentesco de todos los grupos fue determinado mediante análisis genéticos de muestras fecales obtenidas de todos los individuos que constituyeron los grupos antes de septiembre de 2009 (ver metodología de recogida de muestras y análisis de genéticos en Huck y cols., 2005). La composición de los grupos y las relaciones genéticas vienen detalladas en la Tabla 2 y Figura 4, respectivamente. En 2009-2010, el grupo W2, lo compusieron hasta el 16 de noviembre de 2009, una hembra reproductora (W2H1), una hembra potencialmente reproductora (W2H2) de parentesco no determinado, un macho reproductor (W2M1), un macho potencialmente reproductor (W2M2) hermano de W2M1, y dos juveniles de distinto sexo (W2M3, W2H4, macho y hembra, respectivamente) engendrados por la pareja reproductora (W2H1 y W2M1).

Después del 16 de noviembre de 2009, la hembra W2H2 desapareció del grupo. El 15 de marzo de 2010, observamos que había inmigrado al grupo una nueva hembra potencialmente reproductora (W2H3), aunque tan sólo permaneció por un periodo corto de tiempo de aproximadamente un mes, hasta el 13 de abril de 2010, cuando volvió a desaparecer. Durante el mes de febrero de 2010, hubo un nacimiento de una sola cría (W2X) que murió tras pocos días de nacer. El grupo E2, lo formaron una hembra reproductora (E2H1), dos machos adultos (E2M1 y E2M2), posibles hermanastros entre sí y cuyos análisis genéticos revelaron que compartieron paternidad en las distintas camadas (Hölscher, 2010), dos subadultos de distinto sexo (E2M3 y E2H2, macho y hembra, respectivamente), hijos de E2M1 y E2H1, y un macho juvenil (E2M4) hijo de E2M2 y E2H1. La hembra subadulta (E2H2), fue expulsada del grupo hacia el 8 de diciembre de 2009, habiendo observado episodios de hostigamiento por parte, sobre todo, del subadulto macho (E2M3). Dichos episodios de hostigamiento, donde incluso se llegaron a registrar persecuciones y agresiones por parte del subadulto macho (E2M3), fueron incrementándose hasta que el 8 de diciembre el subadulto hembra (E2H2) ya no se metió a dormir junto con el resto del grupo en el árbol dormitorio. Por otro lado, el 28 de marzo de 2010, observamos dos crías en el grupo E2 (E2X1, E2X2), que de acuerdo a la apreciación del guía de campo, por su tamaño, estimamos su edad en cuatro semanas aproximadamente. Por tanto, establecimos su nacimiento de manera aproximada hacia finales de febrero o primeros de marzo de 2010. La paternidad de dichas crías no fue determinada. El grupo N se mantuvo demográficamente estable a lo largo de todo el periodo de estudio, estando constituido por una hembra reproductora (NH1), un macho reproductor (NM1), un macho adulto (NM2), hijo de NM1 y madre desconocida, y dos juveniles de distinto sexo (NM3 y NH2, macho y hembra, respectivamente) hijos de NH1 y padre desconocido. Dado que las relaciones genéticas

en este grupo no pudieron ser establecidas en su totalidad, ninguno de los machos adultos podía ser confirmado como padre de los juveniles presentes al inicio del estudio. Además, todos los individuos adultos (NM1, NM2 y NH1) fueron avistados por primera vez juntos en el grupo. Por tanto, ante la imposibilidad de descartar con seguridad a la NH1 como posible madre de NM2, rechazamos categorizar a NM2 como macho potencialmente reproductor, excluyendo el grupo N del estudio del *grooming*.

En 2001, el grupo W1, contó con una hembra reproductora (W1H2), madre de los dos machos juveniles presentes en el inicio del estudio (W1M4 y W1M5), que emigró del grupo antes del comienzo del periodo de observación. Su lugar fue ocupado por la hembra W1H1, que pasó a ser la hembra reproductora, engendrando a las crías nacidas en la última camada (W1M6 y W1X). W1X murió un mes más tarde de nacer. El padre de todos ellos fue el mismo macho reproductor (W1M1). Además, el grupo W1 contó con dos machos potencialmente reproductores (W1M2 y W1M3) cuyos análisis genéticos determinaron que se trataban del padre y del hermano de W1M1, respectivamente. De acuerdo a la fecha de presencia en el grupo, el padre (W1M2) emigró al grupo más tarde que sus hijos (W1M1 y W1M3) y que la hembra W1H1. La hembra reproductora (W1H1), el macho reproductor (WM1) y uno de los machos juveniles (W1M4) desaparecieron del grupo al terminar el estudio, la hembra por muerte y los machos por emigración. Por último, el grupo E1 estuvo formado por una hembra reproductora (E1H1), un macho reproductor (E1M3), un macho potencialmente reproductor (E1M2) y seis descendientes de la pareja reproductora, dos hembras (E1H2 y E1H3) y un macho (E1M1) adultos, un macho juvenil (E1M4) y dos crías (E1M5 y E1H4, macho y hembra, respectivamente). En septiembre de 2001, ambas hembras (E1H2 y E1H3) emigraron del grupo (Löttker y cols., 2004).

A partir del 15 de enero de 2010 todos los individuos juveniles de todos los grupos (W2M3, W2H4, E2M4, NM3 y NH2) superaron los 12 meses de edad y pasamos a considerarlos subadultos (ver notas demográficas de la Tabla 2), mientras que los subadultos del grupo E2 (E2M3 y E2H2), a partir de esa misma fecha, superaron los 19 meses de edad, considerándolos, por tanto, adultos (Löttker y cols., 2007). De manera similar, transcurrido el periodo de maduración, los individuos juveniles (W1M4, W1M5, E1M4) de los grupos de 2001 pasaron a ser subadultos y así, sucesivamente. Todos los machos reproductores y potencialmente reproductores pertenecieron a grupos estables fundados, como mínimo, tres meses antes del comienzo del estudio y los grupos permanecieron sin variaciones demográficas importantes a lo largo de todo el periodo de estudio (Tabla 2). En el estudio del *grooming*, la categorización de las clases de individuos fue realizada de la siguiente manera: a) hembra reproductora (HR) = madre de los descendientes, b) macho reproductor (MR) = padre de los descendientes, c) descendientes no reproductores (DNR) = descendientes adultos y subadultos de la pareja reproductora y d) machos potencialmente reproductores (MPR) = machos adultos no emparentados con la hembra reproductora (Löttker y cols., 2007). Cualquier otro individuo presente en los grupos que no coincidiese con ninguno de estos parámetros fue excluido de los análisis.



**TABLA 2. Composición de los grupos de estudio con paternidad conocida entre paréntesis\***

Grupo	Sujeto	Sexo <sup>1</sup>	Edad <sup>2</sup>	Clase	Presencia en el grupo	
					Desde	Hasta
W2	W2H1	H	A	Hembra reproductora	27/02/2009 <sup>3</sup>	
	W2H2	H	A	Hembra potencialmente reproductora	11/09/2009 <sup>3</sup> (W2H1,--) <sup>4</sup>	16/11/2009 <sup>6</sup>
	W2H3	H	A	Hembra potencialmente reproductora	15/03/2010 <sup>5</sup>	14/04/2010 <sup>6</sup>
	W2M1	M	A	Macho reproductor	27/02/2009 <sup>3</sup>	
	W2M2	M	A	Macho potencialmente reproductor	11/09/2010 <sup>3</sup>	
	W2M3	M	J/S	Descendientes no reproductores	~23/12/2008 (W2H1,W2M1) <sup>4</sup>	
	W2H4	H	J/S	Descendientes no reproductores	~23/12/2008 (W2H1,W2M1) <sup>4</sup>	
	W2X	X	I	Descendientes no reproductores	~20/02/2010 (W2H1,--) <sup>4,9</sup>	~22/02/2010 <sup>7</sup>
E2	E2H1	H	A	Hembra reproductora	27/02/2009 <sup>3</sup>	
	E2M1	M	A	Macho (potencialmente) reproductor	25/05/2009 <sup>3</sup>	
	E2M2	M	A	Macho (potencialmente) reproductor	25/05/2009 <sup>3</sup>	
	E2M3	M	S/A	Descendientes no reproductores	~14/06/2008 (E2H1,E2M1) <sup>4</sup>	
	E2H2	H	S/A	Descendientes no reproductores	~14/06/2008 (E2H1,E2M1) <sup>4</sup>	08/12/2009 <sup>6</sup>
	E2M4	M	J/S	Descendientes no reproductores	~14/12/2008 (E2H1,E2M2) <sup>4</sup>	
	E2X1	X	I	Descendientes no reproductores	~25/02/2010 (E2H1,--) <sup>4,9</sup>	
	E2X2	X	I	Descendientes no reproductores	~25/02/2010 (E2H1,--) <sup>4,9</sup>	
W1	W1H1	H	A	Hembra reproductora	05/05/1999 <sup>3</sup>	03/12/2001 <sup>7</sup>
	W1H2	H	A	Hembra reproductora	Emigración antes del inicio del estudio	
	W1M1	M	A	Macho reproductor	05/05/1999 <sup>3</sup>	14/12/2001 <sup>6</sup>
	W1M2	M	A	Macho potencialmente reproductor	25/08/1999 <sup>5</sup>	
	W1M3	M	A	Macho potencialmente reproductor	05/05/1999 <sup>3</sup>	
	W1M4	M	J/S	Descendientes no reproductores	22/02/2000 (W1H2,W1M1) <sup>4,8</sup>	05/12/2001 <sup>6</sup>
	W1M5	M	J/S	Descendientes no reproductores	22/02/2000 (W1H2,W1M1) <sup>4,8</sup>	
	W1M6	M	I/J	Descendientes no reproductores	24/02/2001 (W1H1,W1M1) <sup>4</sup>	
	W1X	X	I	Descendientes no reproductores	24/02/2001 (W1H1,W1M1) <sup>4</sup>	28/03/2001 <sup>7</sup>
E1	E1H1	H	A	Hembra reproductora	14/01/2000 <sup>3</sup>	
	E1M3	M	A	Macho reproductor	14/01/2000 <sup>3</sup>	

E1M2	M	A	Macho potencialmente reproductor	14/01/2000 <sup>3</sup>	
E1H2	H	A	Descendientes no reproductores	14/01/2000 <sup>3</sup> (E1H1,E1M3) <sup>4</sup>	16/09/2001 <sup>6</sup>
E1H3	H	A	Descendientes no reproductores	14/01/2000 <sup>3</sup> (E1H1,E1M3) <sup>4</sup>	16/09/2001 <sup>6</sup>
E1M1	M	A	Descendientes no reproductores	14/01/2000 <sup>3</sup> (E1H1,E1M3) <sup>4</sup>	
E1M4	M	J/S	Descendientes no reproductores	~12/05/2000 (E1H1,E1M3) <sup>4</sup>	
E1M5	M	I/J	Descendientes no reproductores	21/01/2001 (E1H1,E1M3) <sup>4</sup>	
E1H4	H	I/J	Descendientes no reproductores	21/01/2001 (E1H1,E1M3) <sup>4</sup>	

<sup>1</sup> M: macho; H: hembra; X: el sexo de W2X, E2X1, E2X2 y W1X era desconocido debido al pequeño tamaño de los genitales.

<sup>2</sup> I: infante: 0-3 meses; J: juvenil: 4-12 meses; S: subadulto: 13-18 meses; A: adulto: >19 meses (Huck y cols., 2005).

<sup>3</sup> Individuo residente en la primera observación del grupo.

<sup>4</sup> Nacimiento (madre, padre).

<sup>5</sup> Inmigración.

<sup>6</sup> Emigración.

<sup>7</sup> Muerte.

<sup>8</sup> W1H2: primera hembra residente en el grupo, emigrada en octubre del año 2000.

<sup>9</sup> La maternidad de las crías nacidas después de septiembre de 2009 fue establecida debido a la observación de una única hembra gestante y lactante después del nacimiento.

\* Los datos de los grupos W1 y E1 fueron extraídos de Löttker y cols. (2004).

**TABLA 3. Composición del grupo de estudio N con paternidad conocida entre paréntesis**

Grupo	Sujeto	Sexo <sup>1</sup>	Edad <sup>2</sup>	Clase	Presencia en el grupo
N	NH1	H	A	Hembra reproductora	27/02/2009 <sup>3</sup>
	NM1	M	A	Macho reproductor <sup>5</sup>	27/02/2009 <sup>3</sup>
	NM2	M	A	Descendientes no reproductores	27/02/2009 <sup>3</sup> (NM1,--) <sup>4</sup>
	NM3	M	J/S	Descendientes no reproductores	10/01/2009 (NH1,--) <sup>4</sup>
	NH2	H	J/S	Descendientes no reproductores	10/01/2009 (NH1,--) <sup>4</sup>

<sup>1</sup> M: macho; H: hembra

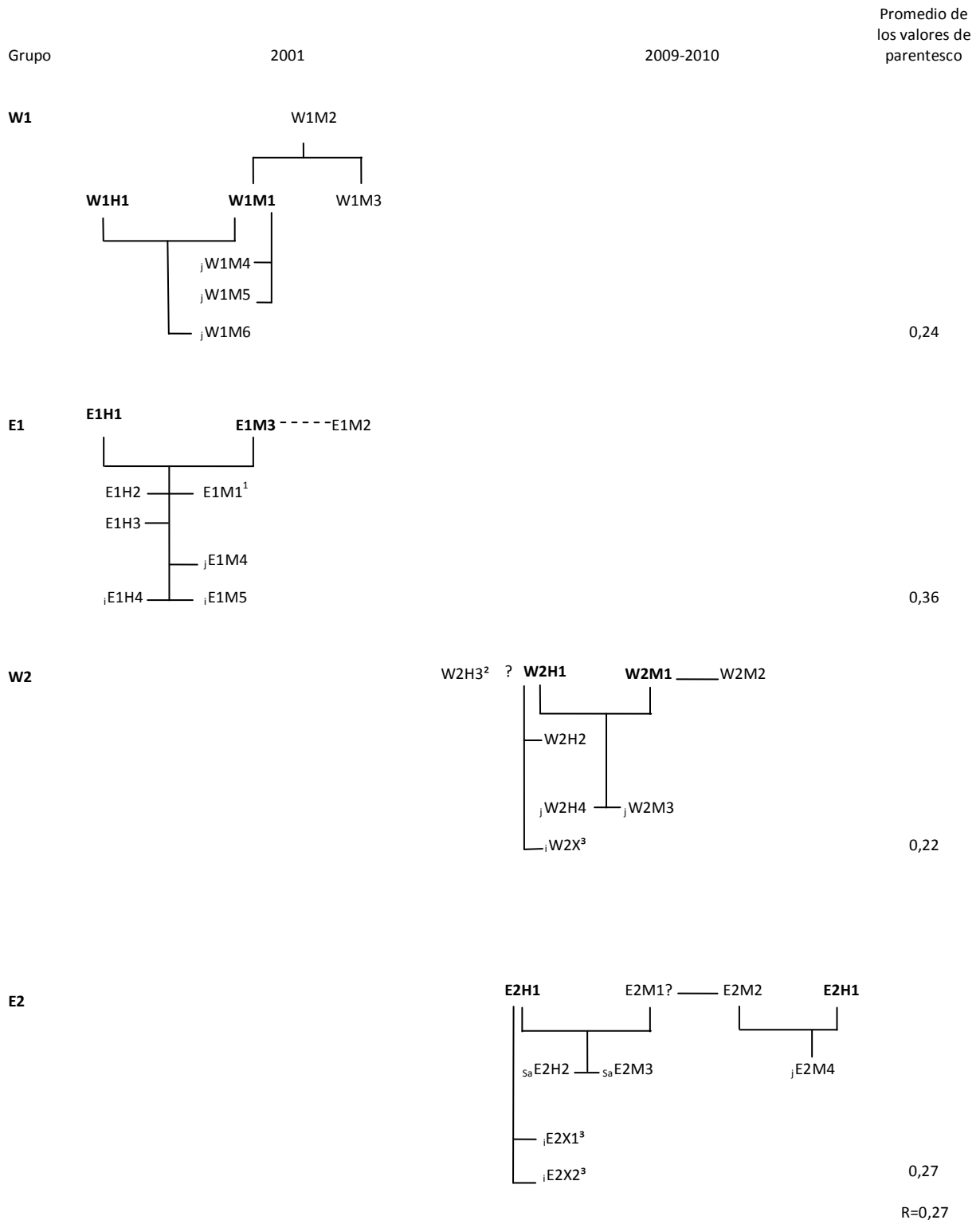
<sup>2</sup> I: infante: 0-3 meses; J: juvenil: 4-12 meses; S: subadulto: 13-18 meses; A: adulto: >19 meses (Huck y cols., 2004).

<sup>3</sup> Individuo residente en la primera observación del grupo.

<sup>4</sup> Nacimiento (madre, padre).

<sup>5</sup> Macho reproductor, aunque no determinado como padre de NM2 ni NM3, la última camada que tuvo la HR (NH1).

## 2. Material y métodos



**Figura 4. Estructura y valores medios de parentesco de los cuatro grupos de estudio del grooming en los distintos años (medidos antes de septiembre de 2009).** El parentesco entre individuos está basado en los datos de maternidad y paternidad, así como en los valores de parentesco creados a partir datos de microsatélites (Huck y cols., 2005) en combinación con los nacimientos de madres conocidas. Línea horizontal continua = individuos íntimamente emparentados  $R \approx 0,5$  (hermanos o probables hermanos). Línea horizontal discontinua =  $R \approx 0,25$  (probables hermanastros), línea vertical = padres-hijos, ? = parentesco desconocido o no debidamente resuelto (con línea horizontal: padres-hijos o hermanos; sin línea: parentesco desconocido); Identificación de los individuos: grupo: 1º letra y 2º número; sexo: 3ª letra (H: hembra, M: macho, X: desconocido); orden: 4º número; edad (al inicio del estudio): i: infante, j: juvenil, Sa: subadulto, sin letra: adulto; en negrita: individuos reproductores; <sup>1</sup> el segundo macho no pudo ser excluido como posible padre pero era menos probable que lo fuera (ver Huck y cols., 2005); <sup>2</sup> Llegada después de septiembre 2009, y por tanto sin datos de paternidad disponibles; <sup>3</sup> Nació después de septiembre 2009 pero de madre conocida. La estructura de los grupos W1 y E1 fue extraída de Löttker y cols., (2004).

**TABLA 4. Coeficientes de parentesco (R)<sup>1</sup> entre todas las posibles díadas de los 16 animales de los dos grupos de 2009-2010 y de los 16 animales de los dos grupos de 2001 (datos de 2009-2010 extraídos de Hölscher, 2010 y los de 2001, de Huck y cols., 2005).**

2009-2010	W2M1	W2M2	W2H1	W2H2	W2M3	W2H4	E2M1	E2M2	E2M3	E2H2	E2H1	E2M4				
W2M1	–															
W2M2	0,54	–														
W2H1	-0,16	-0,06	–													
W2H2	-0,28	-0,05	0,55	–												
W2M3	0,37	0,26	0,28	0,26	–											
W2H4	0,33	0,14	0,43	0,21	0,53	–										
E2M1	0,61	0,58	-0,23	-0,53	0,24	0,02	–									
E2M2	0,74	0,51	-0,09	-0,41	0,11	0,11	0,68	–								
E2M3	0,33	0,53	-0,23	-0,33	0,17	-0,14	0,53	0,35	–							
E2H2	0,18	0,31	-0,14	-0,35	0,13	-0,24	0,49	0,21	0,72	–						
E2H1	-0,34	-0,16	0,13	0,15	-0,30	-0,26	-0,33	-0,22	0,20	0,23	–					
E2M4	0,23	0,32	-0,04	-0,13	0,08	-0,03	0,27	0,40	0,19	0,15	0,13	–				
2001	W1H1	W1M6	W1M1	W1M2	W1M3	W1M4	W1M5	E1H2	E1H3	E1M4	E1M5	E1H1	E1F4	E1M3	E1M2	E1M1
W1H1	–															
W1M6	0,28	–														
W1M1	-0,35	0,34	–													
W1M2	-0,17	0,34	0,52	–												
W1M3	-0,06	0,24	0,42	0,42	–											
W1M4	0,14	0,25	0,45	0,26	0,35	–										
W1M5	0,13	0,11	0,37	0,36	0,22	0,47	–									
E1H2	0,07	-0,06	-0,15	-0,16	0,24	-0,20	-0,11	–								
E1H3	-0,09	-0,24	-0,09	-0,26	0,11	-0,15	-0,20	0,69	–							
E1M4	-0,27	-0,33	-0,12	-0,14	0,13	-0,17	-0,28	0,23	0,47	–						
E1M5	0,18	-0,04	0,01	0,07	0,29	-0,04	0,05	0,51	0,46	0,21	–					
E1H1	-0,10	-0,23	-0,17	-0,18	0,02	-0,15	-0,19	0,52	0,48	0,46	0,46	–				
E1H4	-0,01	-0,05	-0,06	-0,13	0,14	-0,21	0,01	0,56	0,35	0,45	0,20	0,41	–			
E1M3	0,12	-0,12	-0,07	-0,08	0,04	-0,11	0,02	0,44	0,39	0,38	0,37	-0,03	0,50	–		
E1M2	0,26	0,11	-0,19	0,02	-0,08	-0,18	-0,05	0,04	-0,15	0,00	0,19	0,07	0,07	0,29	–	
E1M1	0,01	-0,23	-0,16	-0,02	0,28	-0,13	-0,04	0,59	0,37	0,60	0,62	0,53	0,50	0,50	0,18	–

<sup>1</sup> El coeficiente de parentesco (R) varía entre 0 (sin parentesco) a 1 (gemelos monocigóticos) y establece que los valores de R=0,50 pertenecen a los encontrados entre padres e hijos y entre hermanos, y los de R=0,25 los encontrados entre hermanastros; los valores de R<0,25 pertenecen a individuos con un grado de parentesco menor que las anteriores díadas, siendo progresivamente más lejana la relación entre las díadas a medida que disminuye el valor de R (Huck y cols., 2005).

## 2.2. Métodos de muestreo y de registro

Todos los grupos fueron observados a diario siguiendo un programa rotacional de una semana seguida por grupo. El seguimiento se llevó a cabo, siempre que fue posible, desde el momento en que los monos abandonaban el nido por la mañana, sobre las 5:45, hasta que volvían a meterse en él para dormir hacia la tarde, alrededor de las 15:30. La media de observación diaria de los grupos fue de  $8,4 \text{ h} \pm 0,5$ . El tiempo de contacto con los animales fue de 292 horas en 36 días con el grupo W2, 283 horas en 35 días con el grupo E2, 291 horas en 34 días con el grupo N, 3.004 horas en 330 días con el grupo W1 y 3.257 horas en 351 días con el grupo E1. Los datos de las distintas actividades reflejadas en el etograma de conductas (Tabla 5) fueron recogidos únicamente por el autor de la tesis en 2009 y 2010. Los datos de *grooming* fueron recogidos por el autor de la tesis en 2009 y 2010 y por Maren Huck y Petra Löttker en 2001, todos asistidos por guías de campo locales. Dada la facilidad de identificar esta conducta, no se consideró necesario realizar la fiabilidad entre observadores.

Los datos de las actividades del etograma (Tabla 5) fueron recogidos cada hora, mediante muestreos de barrido de grupo con registro temporal instantáneo identificando a los individuos que estuviesen visibles en un tiempo de 2 minutos. Los registros de las 16:00 fueron poco frecuentes debido a que para entonces, los individuos estaban a menudo metidos en los árboles de dormir. Así, se agruparon los datos de las 16:00 con el de las horas previas, es decir, con los registros de las 15:00 (Raboy y Dietz, 2004). Por otro lado, dado que hubo individuos que permanecieron no visibles en todos los registros de las 6:00, se decidió optar por representar los datos a partir de las 7:00, cuando todos los individuos presentaban como mínimo un registro de actividad visible.

Los datos de *grooming* fueron recogidos a través de muestreos focales individuales de 10 minutos con registro continuo (Martin y Bateson, 1993). Se realizaron muestreos focales de todos los individuos adultos y subadultos que había en cada grupo cada vez que estuviesen visibles, teniendo en cuenta dejar pasar, como mínimo, media hora entre dos focales de un mismo individuo. El número de focales individuales variaba según el día, aunque no se sobrepasaron los cuatro focales diarios del mismo animal. También se intentó tener el mismo número de focales por individuo y se intentó que estuviesen distribuidos a lo largo de todo el día de la manera más uniforme posible. Adicionalmente, de manera oportunista, se llevaron a cabo muestreos de conducta con registro continuo del *grooming* en el que estaban inmersos dos o más individuos (Martin y Bateson, 1993). Como “*grooming*” definimos cualquier interacción conductual entre dos o más individuos implicando el uso de las manos o los dientes sobre el pelaje (Goosen, 1987). Cuando los que estaban inmersos en la interacción eran más de dos, cada día fue considerada por separado. Registramos quién era tanto el actor como el receptor del *grooming*. Cuando el cambio de roles entre los individuos implicados se prolongaba durante más de 10 segundos, se daba por finalizada la interacción (Löttker y cols., 2007). La mayoría del *grooming* registrado (96 %) provino de los muestreos de conducta, frente a un 4 % que provino de los muestreos focales individuales. Por esta razón y dado que no todos los individuos permanecían igual de visibles, todo el *grooming* registrado con ambas formas de muestreo, fue tratado conjuntamente y corregido para la visibilidad, utilizando para ello los muestreos de barrido de grupo con registro temporal instantáneo realizados cada hora.

TABLA 5. Etograma de actividades

Actividades	Definición	Especie	Fuente
<b>Actividades sociales</b>			
<b>1. <i>Allogrooming</i></b>	Barrido con una o dos manos de la superficie del pelaje o bien rastreando por el interior; las partículas también pueden ser extraídas con los labios o los dientes.	<i>Saguinus mystax</i>	Heymann, 1996
<b>2. Juego</b>	Cualquier conducta que facilite un contacto entre dos o más individuos incluyendo lucha, persecuciones, investigación mutua, etc.	<i>Saguinus oedipus</i>	Cleveland y Snowdon, 1984
<b>3. Conductas agonísticas</b>	Incluye agresión (amenazar, golpear, morder, perseguir y/o arremeter contra otro individuo) y desplazamiento del otro individuo.	<i>Saguinus mystax</i>	Heymann, 1996
<b>4. Sumisión</b>	Repliegue después de una conducta agonística por parte de uno de los individuos.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a
<b>5. Descanso en proximidad</b>	Cuando se produce contacto corporal con otro individuo (excluyendo el contacto con la cola) permaneciendo en reposo. Esta categoría es mutuamente excluyente de cualquiera de las otras conductas que también implican un contacto (p.ej., grooming, juego).	<i>Saguinus oedipus</i>	Price, 1992
<b>Cooperación</b>			
<b>6. Transporte</b>	Transporte de las crías por parte de los individuos adultos y subadultos del grupo.	<i>Saguinus oedipus</i> <i>Saguinus mystax</i>	Sánchez y cols., 1999; Heymann, 1996;
<b>7. Interés en las crías</b>	Olfatear, intentar cogerlas u ofrecer o compartir alimento con ellas.	<i>Callithrix jacchus</i> <i>Saguinus oedipus</i>	de Fátima Arruda y cols., 1986; Tardif y cols., 1992

<b>8. Lactancia</b>	Situación en la que la cría permanece en contacto ventral con la madre.	<i>Callithrix jacchus</i>	Abbott, 1984
<b>Otras categorías conductuales</b>			
<b>9. Locomoción</b>	Correr, caminar o saltar sin contacto social.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a,b
<b>10. Alimentación</b>	Estar comiendo fruta, goma, néctar o presas.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a,b
<b>11. Forrajeo</b>	Estar buscando presas pudiendo utilizar una o las dos manos para investigar entre las hojas, vegetación, agujeros, etc.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a
<b>12. Marcaje</b>	Frotar la zona anogenital, suprapúbica o región esternal contra el substrato, olfatear el marcaje de otros individuos.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a,b
<b>13. Descanso</b>	Estar sentado, tumbado, etc., sin mover ninguna extremidad y con la cola enrollada y no estando acompañado por ningún otro individuo.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a,b
<b>14. Autogrooming,</b>	Hurgarse el propio pelaje con las manos o la boca.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a,b
<b>15. Vigilancia</b>	Situación de inmovilidad acompañado de movimientos de cabeza de lado a lado, como si monitorizando el entorno.	<i>Callithrix jacchus</i>	Lazaro-Perea y cols., 2004
<b>16. No visible</b>	Cuando el animal no está visible o es imposible determinar qué hace.	<i>Saguinus mystax</i>	Huck y cols., 2004a,b



### 2.3. Variables y medidas

#### 2.3.1. *Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades*

De los registros de scan se calculó el *porcentaje de puntos muestrales* dedicados a cada actividad (i) por cada individuo (j), a lo largo del día, teniendo en cuenta únicamente los registros donde los animales permanecieron visibles.

$$P1 = \frac{N^{\circ} \text{ de registros de la actividad } i \text{ del individuo } j}{N^{\circ} \text{ total de registros visibles del individuo } j} \times 100$$

Separando los scans realizados cada hora, se calcularon los *porcentajes de puntos muestrales* dedicados a cada actividad (i) por cada individuo (j) y en cada una de las horas (j), igual que antes, teniendo en cuenta sólo los registros donde los animales permanecieron visibles.

$$P2 = \frac{N^{\circ} \text{ de registros de la actividad } i \text{ del individuo } j \text{ en la hora } k}{N^{\circ} \text{ total de registros visibles del individuo } j \text{ en la hora } k} \times 100$$

#### 2.3.2. *Porcentajes de tiempo empleados en grooming en los focales individuales*

Para cada individuo, se dividió la cantidad de tiempo total de *grooming* registrado en los focales individuales, por la cantidad de tiempo total de focales disponibles. El resultado se multiplicó después por cien, obteniendo el *porcentaje de tiempo de grooming en los focales individuales*.

## 2.3.3. Duración total de grooming corregida

Dado que la mayoría de los datos fueron recogidos por muestreo de conducta (96 %) y que los animales no eran igualmente visibles, se corrigieron esos valores ( $D$ ) de acuerdo a la visibilidad de cada uno de ellos, utilizando para eso, los scans realizados (Tabla 6). Así, la duración total de *grooming* que el animal A dirigió al animal B ( $tD_A$ ), fue dividido por la suma de los scans del animal A y del animal B ( $S_A$  y  $S_B$ , respectivamente, teniendo únicamente en cuenta, el número de scans donde el animal permaneció visible). Estos valores corregidos fueron después multiplicados por un número entero que representaba el número de scans recogidos para la diada más visible ( $XY$ ) de cada grupo, obteniendo así la *duración de grooming dada y recibida corregida* ( $D$ ) para la visibilidad de cada individuo, de acuerdo a la diada más visible (Arnold y Whiten, 2003):

$$D = \left( \frac{tD_A}{S_A + S_B} \right) \times S_{XY \text{ grupo n}}$$

**TABLA 6. Duración total (s) de *grooming* dado y recibido por los machos reproductores y potencialmente reproductores hacia/de los diferentes miembros del grupo (el número de scans<sup>1</sup> por machos (potencialmente) reproductores/parejas de *grooming* vienen dados entre paréntesis)**

Miembros de grupo <sup>2</sup>							
Machos <sup>3</sup>	W2H1	W2M1	W2M2	W2M3 <sup>4</sup>	W2H4 <sup>4</sup>		
W2M1	6.186/470 (96/151)	–	615/811 (96/82)	2.844/232 (96/37)	946/153 (96/51)		
W2M2	2.439/131 (82/151)	811/615 (82/96)	–	457/0 (82/37)	673/187 (82/51)		
	E2H1	E2M1	E2M2	E2M3	E2H2	E2M4 <sup>4</sup>	
E2M1	3.101/992 (96/102)	–	7.901/10.427 (96/71)	2.289/1.478 (96/82)	213/190 (96/39)	0/0 (96/33)	
E2M2	5.876/1.543 (71/102)	10.427/7.901 (71/96)	–	3.311/4.849 (71/82)	0/0 (71/39)	75/0 (71/33)	
	W1H1	W1M1	W1M2	W1M3	W1M4 <sup>4</sup>	W1M5 <sup>4</sup>	
W1M1	14.620/28.620 (582/709)	–	32.730/5.510 (582/282)	13.500/13.880 (582/432)	2.800/3.230 (582/429)	5.780 /5.510 (582/402)	
W1M2	270/4.070 (282/709)	5.510/32.730 (282/582)	–	1.860/4.790 (282/432)	310/1.590 (282/429)	2.280/2.450 (282/402)	
W1M3	8.040/14.010 (432/709)	13.880/13.500 (432/582)	4.790/1.860 (432/282)	–	4.890 /4.310 (432/429)	4.630/5.240 (432/402)	
	E1H1	E1M2	E1M3	E1M1	E1H2	E1H3	E1M4 <sup>4</sup>
E1M2	1.220/1.060 (420/492)	–	2.660/5.940 (420/316)	1.140/5.960 (420/364)	1.290/2.590 (420/213)	2.050/6.190 (420/343)	2.040/2.560 (420/201)
E1M3	7.030/9.980 (316/492)	5.940/2.660 (316/420)	–	6.250/12.420 (316/364)	0/0 (316/213)	310/350 (316/343)	2.880/850 (316/201)

<sup>1</sup> Se refiere sólo al número de scans en los que los animales permanecieron visibles.<sup>2</sup> En negrita vienen indicados los individuos reproductores; en letras normales, los machos y hembras potencialmente reproductores; en cursiva, los descendientes no reproductores. “H”: hembras; “M”: machos.<sup>3</sup> La paternidad del grupo E2 fue compartida por los dos machos adultos. *E2M4* era descendiente de E2M2 y *E2M3/E2H4* eran descendientes de E2M1.<sup>4</sup> Las duraciones de *grooming* y el número de scans visibles fueron calculados a partir de la fecha en la que cada uno de ellos pasó a ser subadulto (Tabla 2).

#### 2.3.4. Porcentajes de tiempo de grooming dado y recibido

Partiendo de las *duraciones de grooming corregidas* se separó el *grooming* dado del recibido por cada individuo (j) al conjunto de la población. Dichas *duraciones de grooming corregidas dadas y recibidas* por cada individuo (j), fueron a su vez divididos por la suma de la *duración total de grooming corregida* de todos los individuos, multiplicando el resultado por cien:

$$P3 = \frac{\text{Duración corregida de grooming dada/recibida por el individuo } j}{\text{Suma de la duración total de grooming corregida de todos los individuos}} \times 100$$

#### 2.3.5. Índice de reciprocidad (IR)

Posteriormente, calculamos, para cada diada, el *índice de reciprocidad (IR)* siguiendo lo hecho por Nishida en 1988, donde  $T_A$  representa el tiempo que el animal A espulga a B y  $T_B$ , el tiempo que el animal B espulga a A:

$$IR = \frac{(T_A - T_B)}{(T_A + T_B)}$$

Los índices de reciprocidad varían en un rango de valores entre -1 y 1. Los valores entre -0,2 y 0,2 indican un *grooming* simétrico o balanceado, los valores entre 0,2 y 1 indican que el animal A pasó más tiempo espulgando a B que viceversa, y los valores entre -0,2 y -1, indican que el animal B espulgó durante más tiempo al animal A que al revés (Löttker y cols., 2007).

2.3.6. *Resumen de los métodos de muestreo y de registro empleados y de las medidas obtenidas*

En la siguiente la Tabla 7 se enumeran los métodos de muestreo y de registro empleados así como las medidas obtenidas de cada uno de ellos.

**TABLA 7. Resumen de los métodos de muestreo y de registro y de las medidas obtenidas partiendo de los mismos**

Métodos de muestreo	Métodos de registro	Medidas obtenidas
Barrido de grupo	Temporal instantáneo cada hora	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <i>Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades</i></li> <li>- <i>Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades cada hora</i></li> </ul>
Focal individual (4 %)	Continuo durante 10 minutos	<i>Porcentajes de tiempo empleados en grooming en los focales individuales</i>
De conducta (96 %)	Continuo a cada ocurrencia	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <i>Duración total de grooming corregida</i></li> <li>- <i>Porcentajes de tiempo de grooming dado y recibido</i></li> <li>- <i>Índices de reciprocidad</i></li> </ul>

## 2.4. Análisis estadísticos

Para el análisis de los *porcentajes de puntos muestrales* (*presupuestos de tiempo* o *time budgets*) y *distribución horaria de las actividades*, incluimos un total de 938 scans horarios realizados en tres grupos distintos (Tabla 9). Para el estudio de las *duraciones totales de grooming corregidas* e *índices de reciprocidad* (interacciones sociales), analizamos un total 105 horas de *grooming* repartidas en 34 días compuestas por 24 individuos repartidos en cuatro grupos distintos (Tabla 6).

Realizamos contrastes paramétricos y no paramétricos tomando como referencia el tipo de datos. Empleamos pruebas paramétricas para contrastar variables cuantitativas continuas (*duraciones corregidas de grooming* (s)) ya que se ajustaban a la distribución normal, de acuerdo a publicaciones anteriores (Lötker y cols., 2007) realizadas con el mismo tipo de datos (Tabla 6). Para llevar a cabo contrastes de variables cuyos valores eran índices (*índice de reciprocidad*) o porcentajes (*porcentajes de puntos muestrales*) acotados dentro de un rango de valores limitado, empleamos pruebas no paramétricas.

Para evaluar las diferencias entre los distintos grupos en los *porcentajes de puntos muestrales* dedicados a cada una de las actividades, aplicamos un ANOVA de Kruskal-Wallis ( $N_{W2}=5$ ;  $N_{E2}=6$ ;  $N_N=5$ ). También aplicamos el ANOVA de Kruskal-Wallis ( $N_{HR}=4$ ;  $N_{MR}=4$ ;  $N_{MPR}=5$ ;  $N_{DNR}=11$ ) para evaluar las diferencias entre las distintas categorías de individuos en los *porcentajes de grooming dados y recibidos* por cada uno de ellos al resto de la población. En este caso, dado que los machos E2M1 y E2M2 compartieron paternidad en distintos momentos en el grupo E2 (Figura 4) y para evitar tener un mismo individuo simultáneamente representado en ambas categorías de

machos y en un mismo test, consideramos como MR al padre más reciente (E2M2) (N=4) y a E2M1 como MPR (N=5). En caso de encontrar diferencias significativas entre los grupos o entre los individuos, llevamos a cabo el análisis post-hoc de Mann-Whitney a pares para medidas independientes, para ver qué grupos o categorías de individuos eran los que diferían entre sí, aplicando la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples.

Para evaluar las diferencias de *grooming* entre MR (N=5) con el resto de las díadas, comparamos las medias de las *duraciones totales de grooming corregidas* a través de un ANOVA de medidas repetidas. Se hizo lo mismo para comparar las duraciones totales de *grooming* corregidas entre los MPR (N=6) y el resto de díadas. Para evaluar las diferencias en los IR, comparamos las medias mediante un ANOVA de Friedman. Ambos machos del grupo E2 (E2M1 y E2M2) fueron incluidos como MR y MPR en sus respectivos ANOVAs de medidas repetidas, dado que podían emplear ambos roles para interactuar con las distintas díadas (salvo con sus respectivos DNR, para lo cual, fueron empleados los valores correspondientes a sus respectivos descendientes). No obstante, en el caso de los IR, también consideramos como MR al padre más reciente (E2M2) (N=4) y a E2M1 como MPR (N=5) para evitar tener el valor de una misma díada por duplicado en la clase MPR y MR, respectivamente. Además, dado que las tres clases de díadas (HR, MPR/MR y DNR) eran comparadas a la vez, los valores de E2M1 fueron omitidos de todos ellos (N=4) debido a que el tiempo de *grooming* entre E2M1 y DNR fue 0. Para determinar cuáles fueron las clases que diferían, llevamos a cabo el test post-hoc de Tukey o el de Wilcoxon a pares, para los análisis paramétricos y no paramétricos, respectivamente. En los análisis post-hoc no

paramétricos también se aplicó la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples.

Para comparar la cantidad de *grooming* que los MR y los MPR proporcionaban y recibían de las demás clases de díadas (HR y DNR) llevamos a cabo una *t* de Student de medidas independientes. Es decir, para saber si el *grooming* dado y recibido entre MR-HR (N=4) era mayor que el dado y recibido entre MPR-HR (N=5), y también entre MR-DNR (N=4) y MPR-DNR (N=5) comparamos, por separado, las medias de las *duraciones totales de grooming corregidas* dadas y recibidas por los MR y los MPR con la *t* de Student. En el caso de los IR, aplicamos la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Al igual que antes, siguiendo en principio de la paternidad más reciente, consideramos a E2M2 como MR (N=4) y a E2M1 como MPR (N=5). Además, debido a que el tiempo de *grooming* entre E2M1 y NBO fue 0, este macho fue excluido de los análisis de IR entre MPR-DNR (N=4). En la Tabla 8 se muestra el resumen de las hipótesis/objetivos, las comparaciones realizadas, las variables empleadas y las pruebas estadísticas llevadas a cabo en dichas comparaciones.

Los análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico STATISTICA 6.0. Todos los contrastes realizados fueron bilaterales tomando los valores como significativos cuando  $P < 0.05$ . Los valores de  $P$  entre 0.05 y 0.1 fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.



**TABLA 8. Resumen de las hipótesis/objetivos, comparaciones, medidas y pruebas estadísticas realizadas**

Hipótesis/ objetivos	Comparaciones	Grupos <sup>1</sup>	Medidas	Pruebas estadísticas
1. Presupuestos de tiempo	Entre grupos	E2, W2, N	% de puntos muestrales de las distintas actividades	ANOVA de Kruskal-Wallis; Post-hoc de Mann-Whitney a pares para medidas independientes
2. Fitness inclusivo	Entre categorías de individuos	HR, MR, MPR, DNR	% de tiempo de grooming dado y recibido	
	- Grooming dado por los MR a las demás díadas	MPR, HR, DNR	Duración total de grooming corregida (s)	ANOVA de medidas repetidas; Post-Hoc de Tukey
	- Grooming recibido por los MR de las demás díadas			
	- Grooming dado por los MPR a las demás díadas	MR, HR, DNR		
- Grooming recibido por los MPR de las demás díadas				
3. Grooming y reproducción	- Grooming dado por MR/MPR a las demás díadas	HR, DNR	Duración total de grooming corregida (s)	t de Student de medidas independientes
	- Grooming recibido por MR/MPR de las demás díadas			
	- Índices de reciprocidad de MR/MPR con las demás díadas		Índices de reciprocidad	U de Mann-Whitney
	- Índices de reciprocidad entre los MR y las demás díadas	MPR, HR, DNR	Índices de reciprocidad	Friedman de medidas repetidas
	- Índices de reciprocidad entre los MPR y las demás díadas	MR, HR, DNR		

4. <i>Grooming</i> y cooperación	- <i>Grooming</i> dado por MR/MPR a las demás díadas		<i>Duración total de grooming corregida (s)</i>	t de Student de medidas independientes
	- <i>Grooming</i> recibido por MR/MPR de las demás díadas	HR, DNR		
	- Índices de reciprocidad de MR/MPR con las demás díadas		<i>Índices de reciprocidad</i>	U de Mann-Whitney
	- Índices de reciprocidad entre los MR y las demás díadas	MPR, HR, DNR		
	- Índices de reciprocidad entre los MPR y las demás díadas	MR, HR, DNR	<i>Índices de reciprocidad</i>	Friedman de medidas repetidas

<sup>1</sup> E1, W2, N: grupos este, oeste y norte, respectivamente; MR: machos reproductores; HR: hembras reproductoras; MPR: machos potencialmente reproductores; DNR: descendientes no reproductores.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Presupuestos de tiempo

##### 3.1.1. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades y su distribución horaria

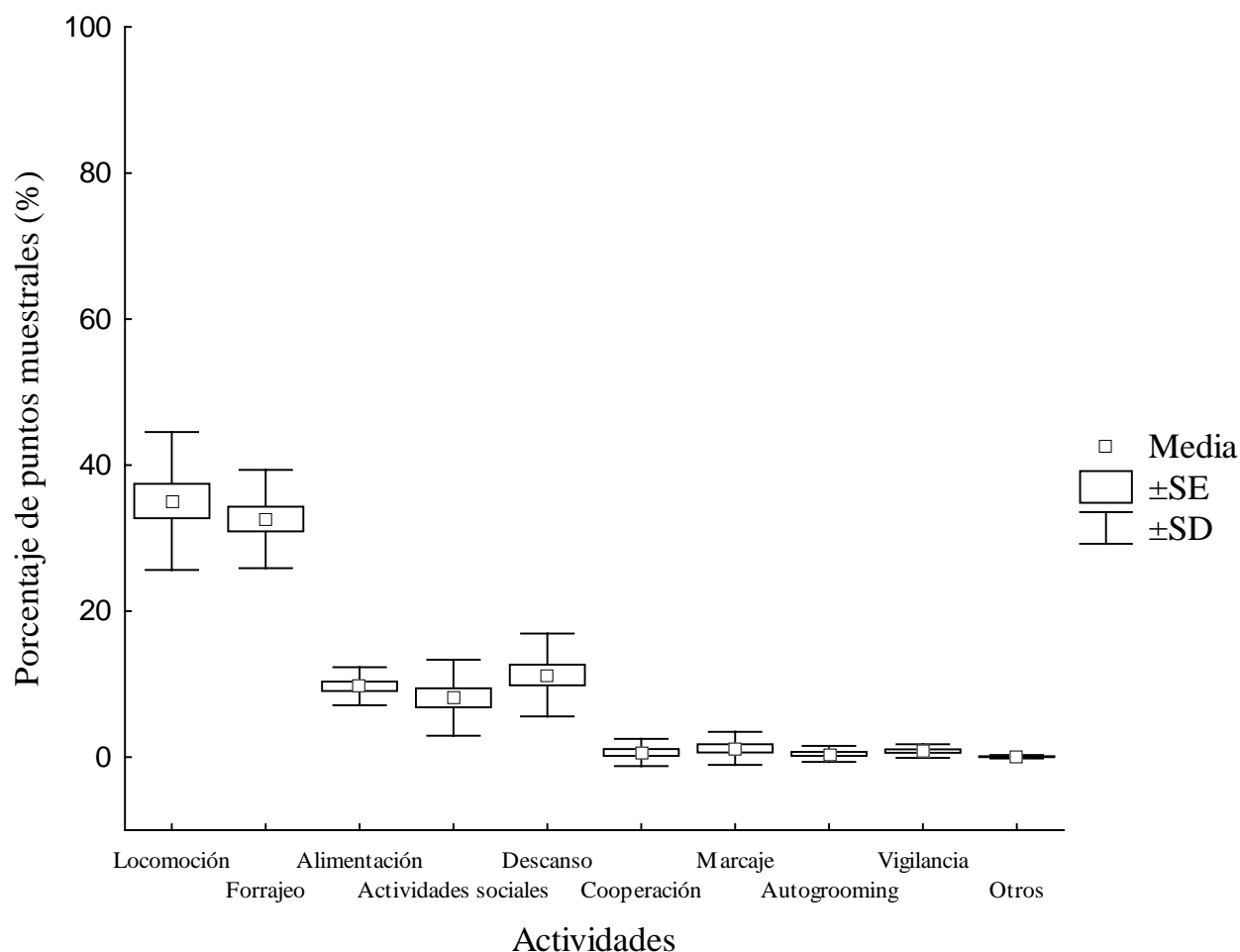
En la siguiente tabla se muestran, de forma descriptiva, los *porcentajes de puntos muestrales* diarios dedicados por cada individuo, a cada una de las actividades del etograma de conductas (Tabla 5).

**TABLA 9. Porcentajes de puntos muestrales (%) diarios<sup>1</sup> dedicados a las diferentes actividades por los individuos de cada grupo<sup>2</sup>**

Individuos	Grupo	Total scans	Locomoción	Forrajeo	Alimentación	Actividades sociales	Descanso	Cooperación	Marcaje	<i>Autogrooming</i>	Vigilancia	Otros
<b>W2H1</b>	W2	282	41,5	26,0	8,1	3,3	15,4	0,0	4,1	0,0	1,6	0,0
<b>W2M1</b>	W2	282	28,4	41,9	12,2	6,8	10,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M2</b>	W2	282	27,7	32,3	9,2	7,7	20,0	0,0	1,5	0,0	1,5	0,0
<b>W2M3</b>	W2	282	30,2	35,4	14,6	7,3	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H4</b>	W2	282	34,3	38,2	15,7	5,9	3,9	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H1</b>	E2	361	48,5	24,8	6,9	5,9	5,0	0,0	7,9	1,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	361	36,5	24,0	8,3	15,6	10,4	2,1	0,0	1,0	2,1	0,0
<b>E2M2</b>	E2	361	27,1	31,4	10,0	21,4	5,7	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0
<b>E2M3</b>	E2	361	32,9	24,4	7,3	11,0	15,9	7,3	0,0	0,0	1,2	0,0
<b>E2H2</b>	E2	206	61,5	20,5	7,7	0,0	7,7	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0
<b>E2M4</b>	E2	361	40,6	39,1	8,0	5,1	7,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	295	30,8	33,7	11,5	2,9	17,3	0,0	3,8	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	295	33,0	34,0	8,7	6,8	14,6	1,0	0,0	0,0	1,0	1,0
<b>NM2</b>	N	295	22,5	38,3	8,3	7,5	21,7	0,0	0,0	0,0	1,7	0,0
<b>NM3</b>	N	295	32,5	38,3	10,8	11,7	5,8	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0
<b>NH2</b>	N	295	33,3	39,5	7,9	11,4	6,1	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0

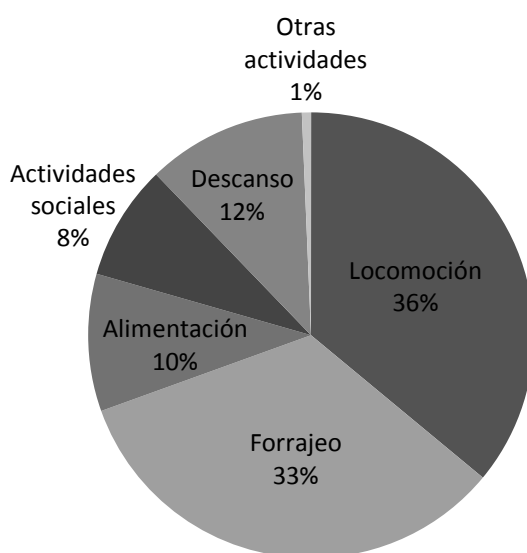
<sup>1</sup> Teniendo en cuenta sólo el tiempo que los animales permanecieron visibles. <sup>2</sup> La primera columna muestra la identificación de los individuos, la segunda, el grupo al que pertenecen y la tercera, el número total de scans registrados para cada uno de ellos; en las columnas restantes se muestran los *porcentajes de puntos muestrales* dedicados a cada una de las actividades.

A continuación (Figura 5), se representan las medias  $\pm$  el error y la desviación estándar de los *porcentajes de puntos muestrales* obtenidos para el conjunto de la población, es decir, para los tres grupos juntos. Aquellas actividades que mostraron una frecuencia de aparición muy baja ( $<1,3$  % del tiempo total promedio: cooperación, *autogrooming*, vigilancia, otros) fueron repromediadas y representadas en los *porcentajes de tiempo promedio* (Figura 6), como “Otras actividades”. Por su baja frecuencia, también fueron excluidas de los análisis estadísticos posteriores.



**Figura 5. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades.**  
Donde el punto representa la media, las cajas el  $\pm$  error estándar y las barras la  $\pm$  desviación estándar.

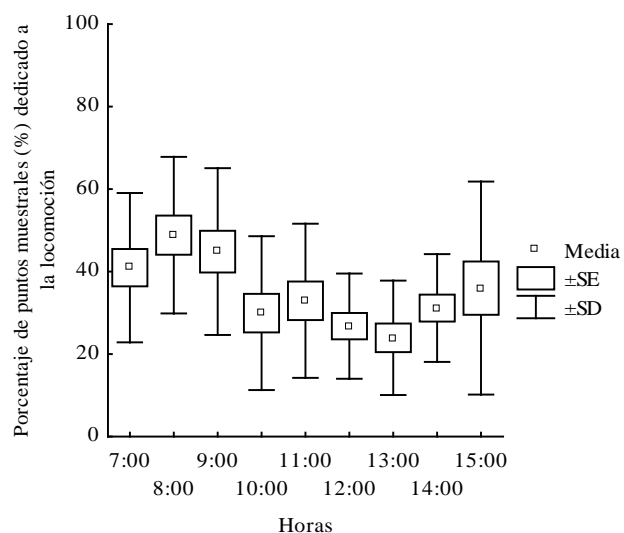
El *porcentaje promedio* diario de los grupos dedicado a la locomoción fue el mayor de cuantas actividades había, suponiendo un 36 % del total (Figura 6). La siguiente actividad más frecuente fue el forrajeo, con un promedio de los tres grupos del 33 %. Le siguieron el descanso con un 12 %, la alimentación con un 10 % y las actividades sociales (8 %), fundamentalmente *grooming*, aunque también incluyendo el juego, mayormente los individuos juveniles y subadultos. En promedio, sólo un 1 % del tiempo fue destinado a otras actividades.



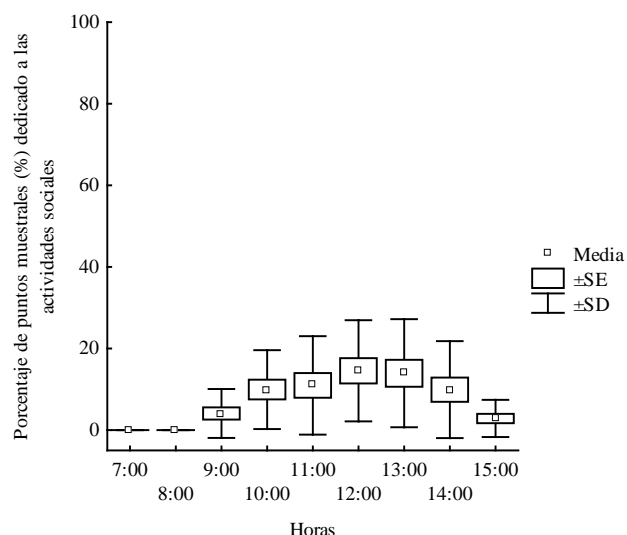
**Figura 6. Presupuestos de tiempo promedio (% puntos muestrales) del conjunto de la población de estudio dedicados a cada una de las actividades.**

En las siguientes figuras (Figuras 7-11), se representan las medias  $\pm$  el error y la desviación estándar de los *porcentajes de puntos muestrales* obtenidos para las distintas actividades en las distintas horas del día (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 10). Los valores obtenidos indicaron que cuando más se desplazaron los animales fue a las 8:00, decreciendo la locomoción a medida que avanzaba la jornada, con un ligero aumento hacia el final (a las 15:00) (Figura 7). En contraposición, generalmente, conforme

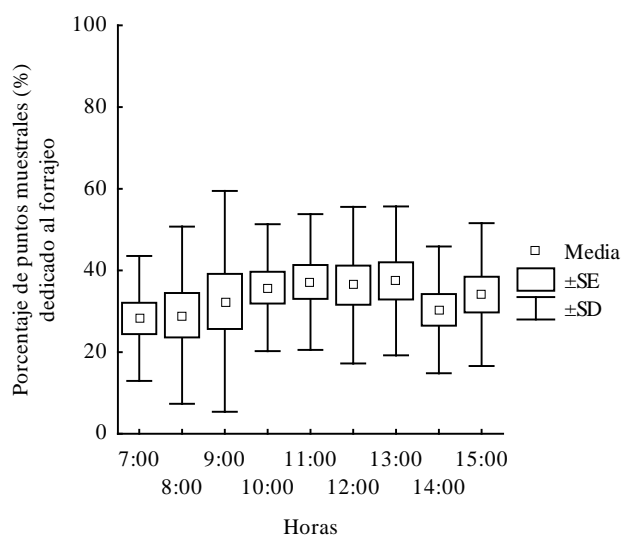
pasaban las horas era más frecuente el forrajeo (Figura 8). La alimentación siguió una distribución más variable que otros comportamientos, habiendo picos dispersos a lo largo del día (Figura 9). El pico de mayor descanso de los individuos (14:00) (Figura 11) se ubicó cerca de la hora de menor locomoción (13:00) (Figura 9). Por último, el tiempo dedicado a las actividades sociales, presentó un incremento a las 12:00, para terminar disminuyendo hacia el final del día (15:00) (Figura 10).



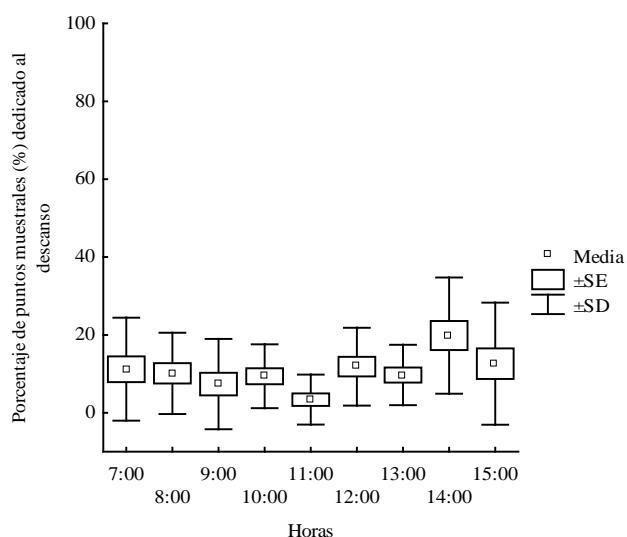
**Figura 7. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a la locomoción en cada una de las horas.**



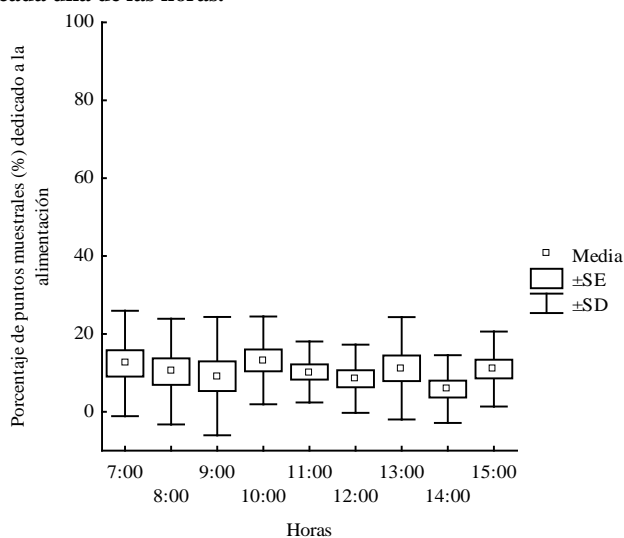
**Figura 10. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a las actividades sociales en cada una de las horas.**



**Figura 8. Porcentajes de puntos muestrales dedicados al forrajeo en cada una de las horas.**



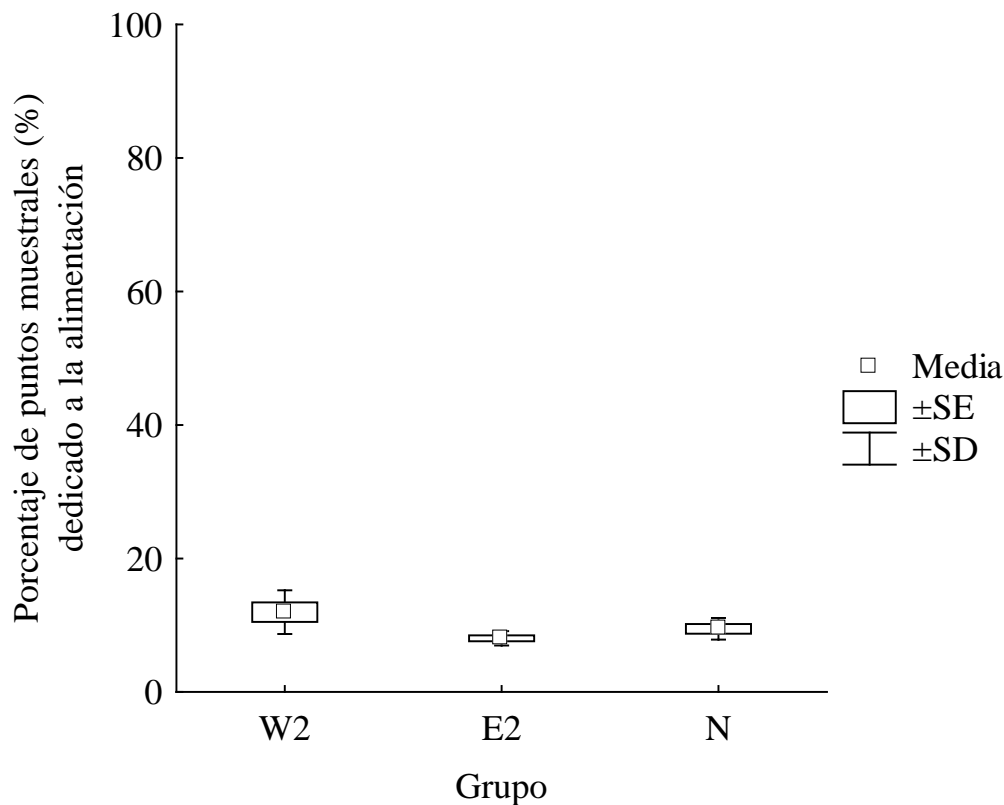
**Figura 11. Porcentajes de puntos muestrales dedicados al descanso en cada una de las horas.**



**Figura 9. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a la alimentación en cada una de las horas**

### 3.1.2. Diferencias entre los distintos grupos en los porcentajes de puntos muestrales dedicados a las distintas actividades

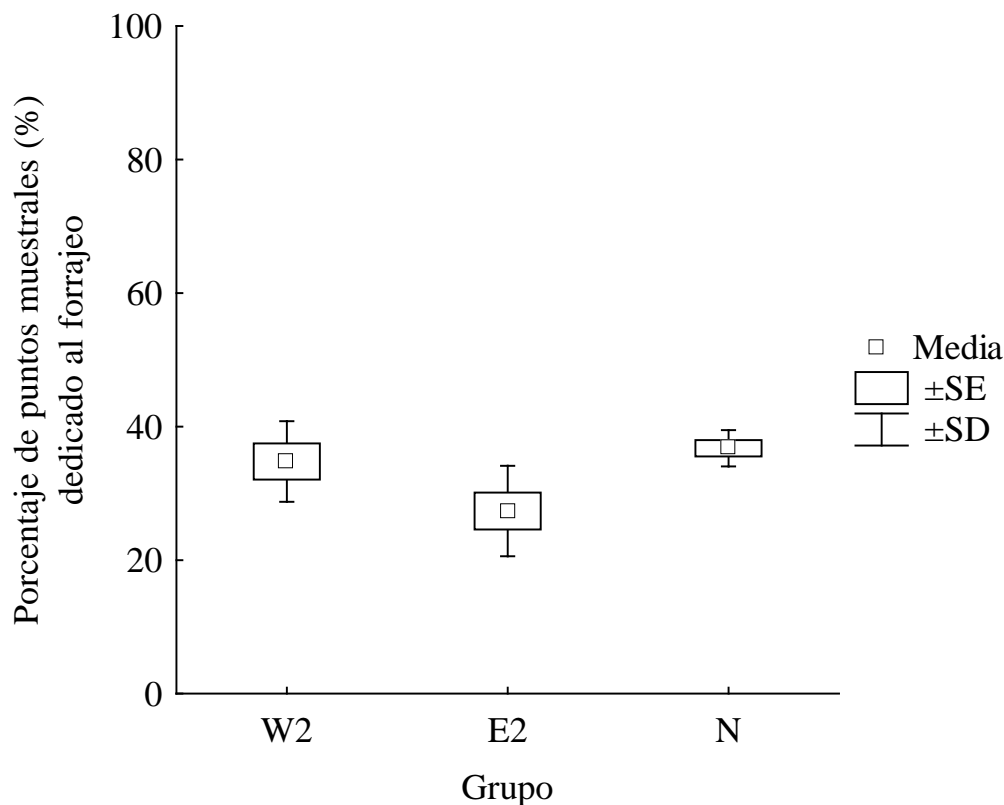
Los grupos difirieron entre sí respecto a los *porcentajes de puntos muestrales* dedicados a la alimentación (ANOVA de Kruskal-Wallis:  $N_{W2}=5$ ;  $N_{E2}=6$ ;  $N_N=5$ :  $H(2,16)=6.32$ ,  $df=2$ ,  $P=0.04$ ). Aunque el análisis post-hoc de Mann-Whitney a pares, no detectó diferencias significativas entre ninguno de ellos, el grupo W2 tendió a pasar más tiempo alimentándose (11,9 %) que el grupo E2 (8,0 %) (Bonferroni,  $P<0.1$ ) (Figura 12).



**Figura 12. Porcentajes de puntos muestrales dedicados a la alimentación en cada uno de los grupos.** Donde el punto representa la media, las cajas el  $\pm$  error estándar y las barras la  $\pm$  desviación estándar. Se aplicó un ANOVA de Kruskal-Wallis utilizando actividad “alimentación” como variable dependiente y los grupos ( $N_{W2}=5$ ;  $N_{E2}=6$ ;  $N_N=5$ ) como factor. ( $H(2,16)=6.32$ ;  $df=2$ ;  $P=0.04$ ). El estadístico  $F$  era bilateral y el grado de significación se estableció en  $P<0.05$ . Los valores entre  $0.05>P\leq 0.1$  fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.



El resto de actividades no variaron con respecto al grupo (ANOVA de Kruskal-Wallis:  $N_{W2}=5$ ;  $N_{E2}=6$ ;  $N_N=5$ : locomoción,  $H(2,16)=2.72$ ,  $df=2$ ,  $P=0.12$ ; actividades sociales,  $H(2,16)=0.74$ ,  $df=2$ ,  $P=0.70$ ; descanso,  $H(2,16)=1.73$ ,  $df=2$ ,  $P=0.42$ ). Aunque el forrajeo mostró una tendencia no significativa (forrajeo,  $H(2,16)=5.48$ ,  $df=2$ ,  $P=0.06$ ) (Figura 13).



**Figura 13. Porcentajes de puntos muestrales dedicados al forrajeo en cada uno de los grupos.** Donde el punto representa la media, las cajas el  $\pm$  error estándar y las barras la  $\pm$  desviación estándar. Se aplicó un ANOVA de Kruskal-Wallis utilizando actividad “forrajeo” como variable dependiente y los grupos ( $N_{W2}=5$ ;  $N_{E2}=6$ ;  $N_N=5$ ) como factor.  $H(2,16)=5.48$ ;  $df=2$ ;  $P=0.06$ ). El estadístico  $F$  era bilateral y el grado de significación se estableció en  $P<0.05$ . Los valores entre  $0.05>P\geq 0.1$  fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.

### 3.2. Grooming

#### 3.2.1. Porcentajes de tiempo empleados en grooming en los focales individuales

Los tamarines de nuestros cuatro grupos de estudio pasaron en *grooming* un promedio de 2,4 % del tiempo total de actividad (Tabla 11). En tres de los grupos, el *porcentaje de puntos muestrales* que pasaron los MPR en interacciones de *grooming* fue más alto que el pasado por los MR (Grupo W2: W2M2=0,8 % Vs W2M1=0,0 %; Grupo W1: W1M2=3,9 % y W1M3=5,3 % Vs W1M1=2,4 %; Grupo E1: E1M2=3,3 % Vs E1M3=1,8%). En el grupo E2 ambos machos engendraron a las crías en distintas camadas (Figura 4) y ambos presentaron el porcentaje de tiempo más similar empleado en *grooming* (E2M1=5,3 % and E2M2=4,4 %). De un total de 9 MR y MPR, 6 dedicaron el mismo o más tiempo en interacciones de *grooming* que el promedio total de tiempo empleado a esta actividad por todos los individuos de la muestra (2,4 %).

**TABLA 11. Porcentajes de tiempo empleado en *grooming* por los individuos de cada grupo muestreados a partir de los focales individuales (el número de minutos focales<sup>1</sup> viene dado entre paréntesis)**

Individuos <sup>2</sup>	% de <i>grooming</i>
Grupo W2	
<b>W2H1</b>	0,9 % (392)
<b>W2M1</b>	0,0 % (355)
W2M2	0,8 % (333)
W2M3	0,0 % (152)
W2H4	2,8 % (161)
Grupo E2	
<b>E2H1</b>	0,3 % (261)
<b>E2M1</b>	5,3 % (347)
<b>E2M2</b>	4,4 % (328)
E2M3	0,0 % (307)
E2H2	0,3 % (191)
E2M4	0,0 % (154)
Grupo W1	
<b>W1H1</b>	3,2 % (1.282)
<b>W1M1</b>	2,4 % (1.293)
W1M2	3,9 % (1.444)
W1M3	5,3 % (1.232)
W1M4	2,7 % (448)
W1M5	2,2 % (641)
Grupo E1	
<b>E1H1</b>	5,4 % (1.237)
<b>E1M3</b>	1,8 % (1.079)
E1M2	3,3 % (1.252)
E1M1	2,9 % (1.212)
E1H2	2,0 % (756)
E1H3	2,5 % (872)
E1M4	4,6 % (216)
<i>Promedio</i> <sup>3</sup>	2,4 % (15.945)

<sup>1</sup> Número de minutos focales en los que los individuos permanecieron visibles.

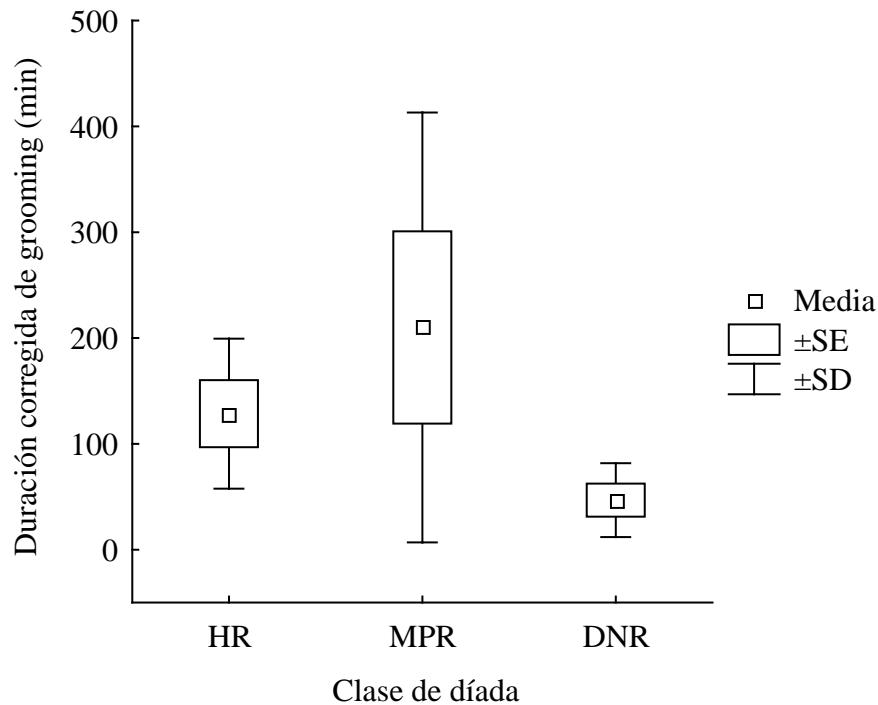
<sup>2</sup> En negrita, individuos reproductores; en letras normales, machos y hembras potencialmente reproductores; en cursiva, descendientes adultos o subadultos no reproductores. "H": hembra; "M": macho.

### 3.2.2. *Diferencias entre las distintas categorías de individuos en su relación de grooming dado y recibido*

Las distintas categorías de individuos no difirieron entre sí en los *porcentajes de tiempo de grooming dados y recibidos* del conjunto de la población (ANOVA de Kruskal-Wallis:  $N_{HR}=4$ ;  $N_{MR}=4$ ;  $N_{MPR}=5$ ;  $N_{DNR}=11$ : *grooming* dado,  $H(3,24)=5.33$ ,  $df=3$ ,  $P=0.15$ ; *grooming* recibido,  $H(3,24)=4.60$ ,  $df=3$ ,  $P=0.20$ ).

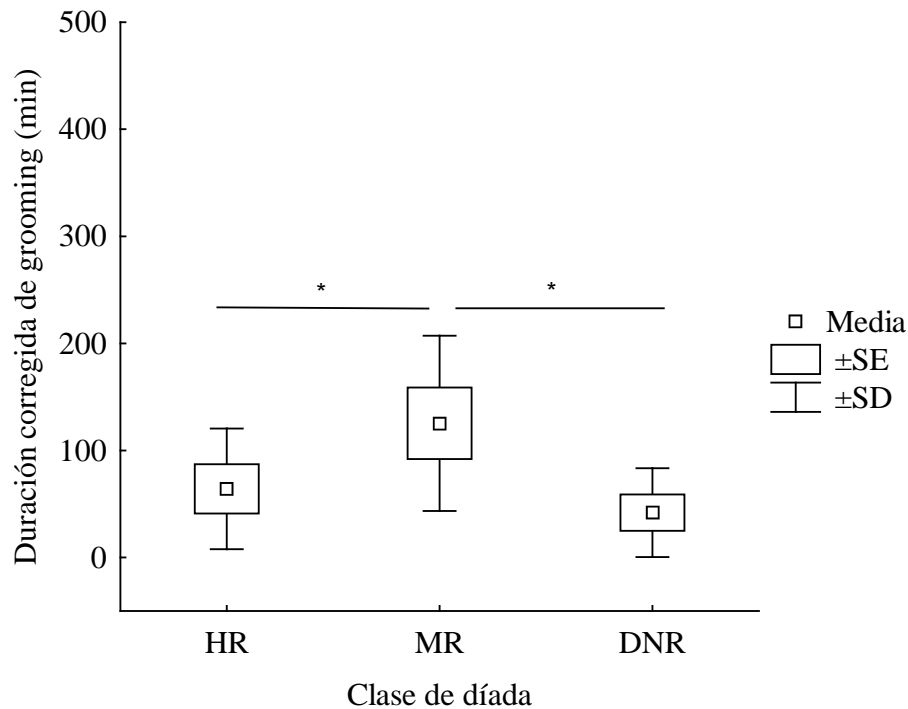
### 3.2.3. *Distribución del grooming de los MR y los MPR respectivamente con las díadas de cada clase*

La cantidad de *grooming* proporcionada por los MR a otras clases de díadas mostró una tendencia no significativa (ANOVA de medidas repetidas:  $F_{Dado}(2,8)=3.32$ ,  $P=0.089$ ) (Figura 14) dando más a los MPR que a las otras clases, aunque, como muestra la figura, presentando también una gran dispersión de los datos. El *grooming* recibido de otras clases de díada no varió ( $F_{Recibido}(2,8)=1.42$ ,  $P=0.30$ ). El IR tampoco mostró diferencias entre los MR y otras clases de díada (Friedman  $X^2=0.50$ ,  $N=4$ ,  $df=2$ ,  $P=0.78$ ).

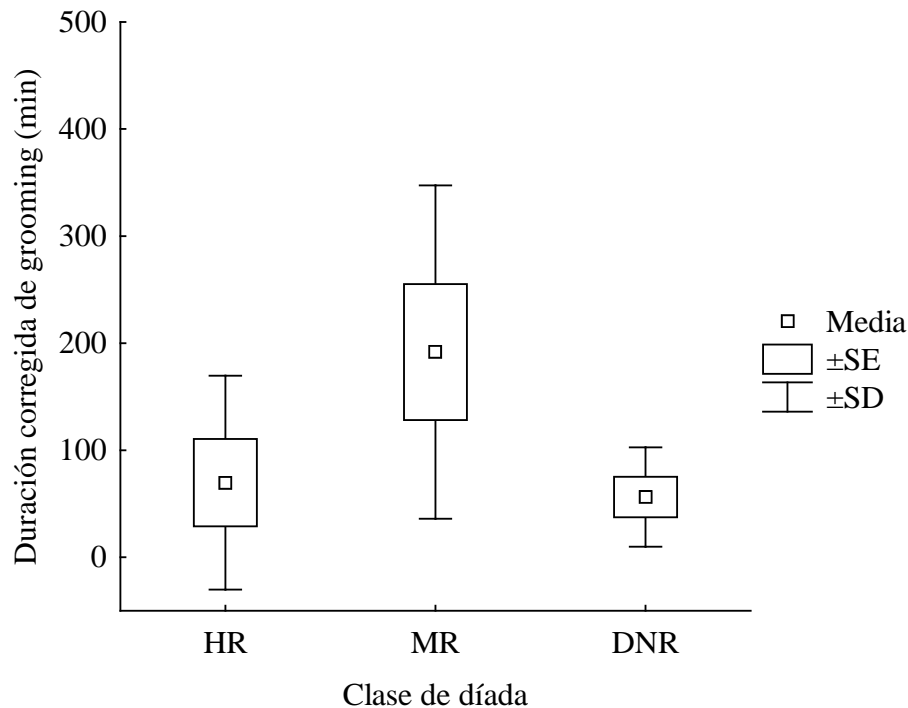


**Figura 14. Grooming dado por los MR al resto de clases de díada.** Se aplicó un ANOVA de medidas repetidas utilizando la clase de díada (HR: hembra reproductora; MPR: machos potencialmente reproductores; DNR: descendientes no reproductores) como variable independiente. ( $F_{\text{Dado}}(2, 8)=3.32$ ,  $df=2$ ,  $P=0.089$ ). El estadístico  $F$  era bilateral y el grado de significación se estableció en  $P<0.05$ . Los valores entre  $0.05 > P \leq 0.1$  fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.

La cantidad de *grooming* dado por los MPR varió según la clase de díada (Figura 15.a) (ANOVA de medidas repetidas:  $F_{\text{Dado}}(2,10)=8.93$ ,  $P=0.006$ ). El análisis post-hoc de Tukey reveló que los MPR proporcionaron más *grooming* a los MR (8.676 s) que a los DNR (2.514 s) ( $P=0.006$ ) o las HR (3.847 s) ( $P=0.02$ ). La cantidad de *grooming* recibida no varió entre clases de díada pero reflejó una tendencia hacia el grado de significación ( $F_{\text{Recibido}}(2,10)=3.29$ ,  $P=0.08$ ) y la Figura 15.b. muestra que recibieron más espulgamiento de los MR que de las otras categorías. Los IR no variaron entre los MPR y el resto de clases de díada (Friedman  $X^2=0.00$ ,  $N=4$ ,  $df=2$ ,  $P=1.00$ ).



**Figura 15.a. Grooming dado por los MPR al resto de clases de díada.** Se aplicó un ANOVA de medidas repetidas utilizando la clase de díada (HR: hembra reproductora; MR: macho reproductor; DNR: descendientes no reproductores) como variable independiente. ( $F_{\text{Dado}}(2,10)=8.93$ ,  $df=2$ ,  $P=0.006$ ). El estadístico  $F$  era bilateral y el grado de significación se estableció en  $P<0.05$ . Los valores entre  $0.05>P\leq 0.1$  fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.



**Figura 15.b. Grooming recibido por los MPR del resto de clases de díada.** Se aplicó un ANOVA de medidas repetidas utilizando la clase de díada (HR: hembra reproductora; MR: macho reproductor; DNR: descendientes no reproductores) como variable independiente. ( $F_{\text{Recibido}}(2,10)=3.29$ ,  $df=2$ ,  $P=0.080$ ). El estadístico  $F$  era bilateral y el grado de significación se estableció en  $P<0.05$ . Los valores entre  $0.05>P\leq 0.1$  fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.

## 3.2.4. Índices de reciprocidad

A nivel descriptivo, los valores absolutos de los índices de reciprocidad apuntaron a que los MR únicamente mostraban una relación simétrica (aunque en el límite hacia dar más que recibir) de *grooming* con los MPR ( $IR_{MPR}$  Promedio=0,20) mientras que en otras diadas los MR daban más de lo que recibían ( $IR_{HR}$  Promedio=0,24;  $IR_{DNR}$  Promedio=0,42) especialmente a los DNR (Tabla 12). Por su parte, los IR de los MPR indican que se espulgaron simétricamente con las HR y los DNR ( $IR_{HR}$  Promedio=0,07;  $IR_{DNR}$  Promedio=0,02) (Tabla 12).

**TABLA 12. Índices de reciprocidad<sup>1</sup> encontrados entre los M(P)R y otras clases de diada**

Categoría macho	Clases de diada <sup>2,4</sup>		
MR	HR	MPR	DNR
W2M1	0,86	-0,14	0,82
E2M2	0,58	0,14	1,00
W1M1	-0,32	0,44	-0,01
E1M3	-0,17	0,38	-0,15
<i>Promedio</i>	<i>0,24</i>	<i>0,20</i>	<i>0,42</i>
MPR	HR	MR	DNR <sup>3</sup>
W2M2	0,90	0,14	0,73
E2M1	0,52	-0,14	—
W1M2	-0,88	-0,71	-0,21
W1M3	-0,27	0,01	0,00
E1M2	0,07	-0,38	-0,43
<i>Promedio</i>	<i>0,07</i>	<i>-0,22</i>	<i>0,02</i>

<sup>1</sup> Valores entre -0,2 y 0,2: *grooming* simétrico; entre -1 y -0,2: la pareja espulga más tiempo a los M(P)R que al revés; entre 0,2 y 1: M(P)R espulgan más tiempo a las clases de diada.

<sup>2</sup> MR: macho reproductor; HR: hembra reproductora; MPR: macho potencialmente reproductor; DNR: descendientes no reproductores.

<sup>3</sup> El tiempo de *grooming* registrado entre E2M1 y DNR fue 0 por lo tanto la reciprocidad no fue medida y fueron excluidos de los análisis.

<sup>4</sup> Los valores para la clase de diada “HR” en todos los grupos y categorías de macho, para la clase de diada “MPR” en los grupos W1, E1 y E2 de la categoría de macho “MR” y en todos los grupos para la categoría de macho “MPR”, y para la clase de diada “DNR” en el grupo E2 de la categoría de macho “MR”, representan valores de una única diada mientras que el resto de valores representan el promedio de dos diadas.

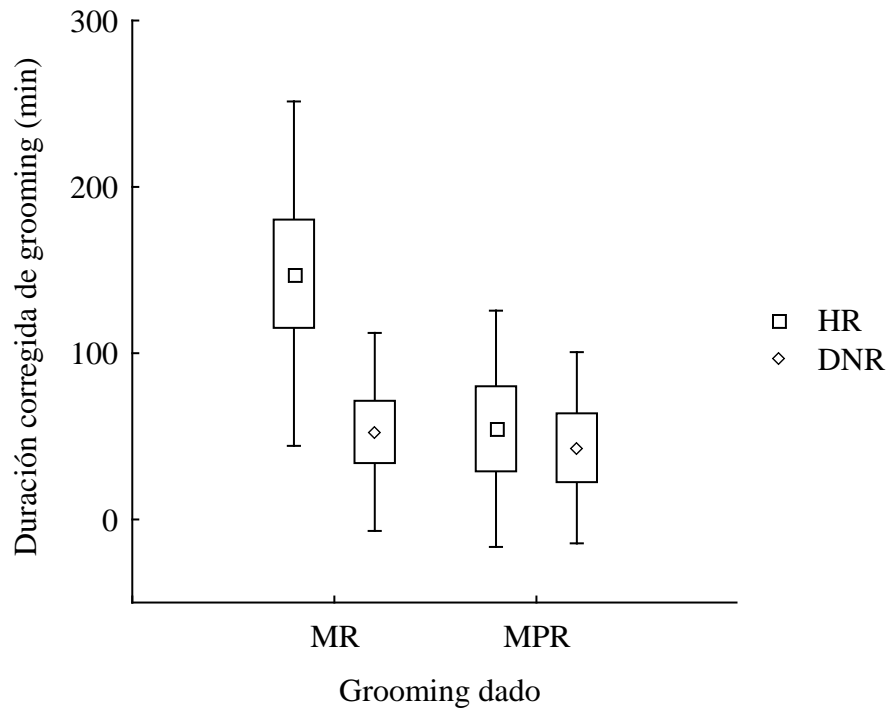
3.2.5. *Diferencias entre los MR y los MPR en su relación de grooming respectiva con cada una de las otras clases de díadas*

Los MR tendieron a proporcionar más *grooming* a la HR que los MPR ( $N_{MR}=4$ ;  $N_{MPR}=5$ ; dado a HR:  $t_7=2.29$ ,  $P=0.05$ ) (Figura 16). El *grooming* dado a los DNR no varió entre ambas categorías de machos ( $N_{MR}=4$ ;  $N_{MPR}=5$ ; dado a DNR:  $t_7=0.33$ ,  $P=0.75$ ) (Tabla 13).

Las comparaciones del *grooming* recibido de otras clases de díada por los MR y MPR tampoco mostraron diferencias significativas ( $N_{MR}=4$ ;  $N_{MPR}=5$ ; recibido de HR:  $t_7=0.88$ ,  $P=0.40$ ; recibido de DNR:  $t_7=-0.32$ ,  $P=0.76$ ) (Tabla 13).

Por último, la comparación de los IR entre MR y MPR con respecto el resto de clases de díada tampoco varió ( $N_{MR}=4$ ;  $N_{MPR}=5$ ; Test U de Mann-Whitney:  $Z_{MR-HR/MPR-HR}=0.24$ ,  $P=0.81$ ;  $Z_{MR-DNR/MPR-DNR}=1.15$ ,  $P=0.25$ ).





**Figura 16. Comparación del grooming dado por los MR y MPR al resto de clases de díada.** Se aplicó una t de Student utilizando el estado reproductor del macho (MR: macho reproductor; MPR: macho potencialmente reproductor) como variable de agrupación y la clase de díada (HR: hembra reproductora; DNR: descendientes no reproductores) como variable dependiente. (t-test: dado a HR:  $t_7=2.29$ ,  $P=0.05$ ; dado a DNR:  $t_7=0.33$ ,  $P=0.75$ ). El coeficiente t era bilateral y el grado de significación se estableció en  $P<0.05$ . Los valores entre  $0.05>P\leq 0.1$  fueron considerados como indicadores de tendencia hacia el grado de significación.

**TABLA 13. Promedio y desviación estándar de las duraciones de grooming corregidas (s) entre los MR/MPR y el resto de clases de diada**

Individuo A	Individuo B	Relación diádica <sup>1</sup>	Dado	Recibido
W2M1	W2H1	MR-HR	6.186,0	470,0
E2M2	E2H1	MR-HR	6.725,1	1.766,0
E1M3	E1H1	MR-HR	7.934,9	11.264,6
W1M1	W1H1	MR-HR	14.620,0	28.620,0
Promedio± desviación estándar			8.866,5±3.904,7	10.530,1±12.984,6
W2M2	W2H1	MPR-HR	2.585,5	138,9
E2M1	E2H1	MPR-HR	3.101,0	992,0
E1M2	E1H1	MPR-HR	1.220,0	1.060,0
W1M2	W1H1	MPR-HR	351,7	5.302,1
W1M3	W1H1	MPR-HR	9.097,0	15.851,8
Promedio ± desviación estándar			3.271,0±3.434,0	4.668,95±6.567,4
W2M1	W2M3	MR-DNR	3.435,6	344,0
W2M1	W2F4			
E2M2	E2M4	MR-DNR	142,8	0,0
E1M3	E1M4	MR-DNR	3.473,0	4.660,3
E1M3	E1M1			
E1M3	E1H2			
E1M3	E1H3			
W1M1	W1M4	MR-DNR	5.579,4	5.676,9
W1M1	W1M5			
Promedio ± desviación estándar			3.157,7±2.245,8	2.670,3±2.917,8
W2M2	W2M3	MPR-DNR	1.099,3	173,7
W2M2	W2H4			
E2M1	E2M4	MPR-DNR	0,0	0,0
E1M2	E1M4	MPR-DNR	2.157,7	5.455,8
E1M2	E1M1			
E1M2	E1H2			
E1M2	E1H3			
W1M2	W1M4	MPR-DNR	2.433,1	3.755,6
W1M2	W1M5			
W1M3	W1M4	MPR-DNR	7.249,7	7.286,9
W1M3	W1M5			
Promedio ± desviación estándar			2.587,9±2.777,3	3.334,4±3.217,5

<sup>1</sup> MR: machos reproductores; HR: hembras reproductoras; MPR: machos potencialmente reproductores; DNR: descendientes no reproductores.

## 3.2.6. Resumen de los resultados obtenidos

En la siguiente tabla se muestran los resultados obtenidos en las pruebas estadísticas de cada una de las comparaciones realizadas.

**TABLA 14. Resumen de los resultados obtenidos (en rojo se muestran los valores de P significativos y en sombreado, los valores de P con tendencia no significativa) en las comparaciones realizadas**

Hipótesis /objetivos	Comparaciones	Grupos <sup>1</sup>	Medidas	Pruebas estadísticas	Nivel P de significación
1. Presupuestos de tiempo	Entre grupos	E2, W2, N	% de puntos muestrales de las distintas actividades	ANOVA de Kruskal-Wallis; Post-hoc de Mann-Whitney a pares para medidas independientes	Forrajeo: P=0.04 <sup>2</sup>
					Alimentación: P=0.06
2. Fitness inclusivo	Entre categorías de individuos	HR, MR, MPR, DNR	% de tiempo de grooming dado y recibido	ANOVA de Kruskal-Wallis	Dado: P=0.10 Recibido: P=0.20
	Grooming dado por los MR a las demás díadas	MPR, HR, DNR			MR>MPR: P=0.09
	Grooming recibido por los MR de las demás díadas				P=0.30
	Grooming dado por los MPR a las demás díadas	MR, HR, DNR	Duración total de grooming corregida (s)	ANOVA de medidas repetidas; Post-Hoc de Tukey	MPR>MR: P=0.006 <sup>3</sup>
	Grooming recibido por los MPR de las demás díadas				MPR<MR: P=0.08

3. Grooming y reproducción	Grooming dado por MR/MPR a las demás díadas		Duración total de grooming corregida (s)	t de Student de medidas independientes	MR-HR>MPR-HR: P=0.05
	Grooming recibido por MR/MPR de las demás díadas	HR, DNR			P=0.75
	Índices de reciprocidad de MR/MPR con las demás díadas		Índices de reciprocidad	U de Mann-Whitney	P=0.40
	Índices de reciprocidad entre los MR y las demás díadas	MPR, HR, DNR			P=0.76
	Índices de reciprocidad entre los MPR y las demás díadas	MR, HR, DNR			P=0.24
					P=0.25
4. Grooming y cooperación	Grooming dado por MR/MPR a las demás díadas		Duración total de grooming corregida (s)	t de Student de medidas independientes	P=0.75
	Grooming recibido por MR/MPR de las demás díadas	HR, DNR			P=0.40
	Índices de reciprocidad de MR/MPR con las demás díadas		Índices de reciprocidad	U de Mann-Whitney	P=0.76
	Índices de reciprocidad entre los MR y las demás díadas	MPR, HR, DNR			P=0.24
	Índices de reciprocidad entre los MPR y las demás díadas	MR, HR, DNR			P=0.25
					P=0.78
	Grooming dado por MR/MPR a las demás díadas		Duración total de grooming corregida (s)	t de Student de medidas independientes	P=0.05
	Grooming recibido por MR/MPR de las demás díadas	HR, DNR			P=0.75
	Índices de reciprocidad de MR/MPR con las demás díadas		Índices de reciprocidad	U de Mann-Whitney	P=0.40
	Índices de reciprocidad entre los MR y las demás díadas	MPR, HR, DNR			P=0.76
	Índices de reciprocidad entre los MPR y las demás díadas	MR, HR, DNR			P=0.24
					P=0.25
	Grooming dado por MR/MPR a las demás díadas		Duración total de grooming corregida (s)	t de Student de medidas independientes	P=0.05
	Grooming recibido por MR/MPR de las demás díadas	HR, DNR			P=0.75
	Índices de reciprocidad de MR/MPR con las demás díadas		Índices de reciprocidad	U de Mann-Whitney	P=0.40
	Índices de reciprocidad entre los MR y las demás díadas	MPR, HR, DNR			P=0.76
	Índices de reciprocidad entre los MPR y las demás díadas	MR, HR, DNR			P=0.24
					P=0.25

<sup>1</sup> E1, W2, N: grupos este, oeste y norte, respectivamente; MR: machos reproductores; HR: hembras reproductoras; MPR: machos potencialmente reproductores; DNR: descendientes no reproductores.

<sup>2</sup> El análisis Post-hoc de Mann-Whitney a pares, no dio diferencias significativas entre grupos tras la corrección de Bonferroni, aunque los valores absolutos indicaron que el grupo W2 se alimentaba más que el grupo E2; el grupo N mostró una tendencia no significativa a forrajear más que el grupo E2.

<sup>3</sup> Los MPR proporcionaron más grooming a los MR, que a la HR (P=0.02) o los DNR (P=0.006).

#### 4. DISCUSIÓN

El mayor tiempo dedicado a la locomoción (35,1 %) que hemos encontrado en relación a otras actividades podría justificarse refiriéndonos a Garber (1993b), que señaló que los tamarines acostumbran a viajar diariamente patrullando todo el perímetro de sus respectivos territorios en búsqueda de alimento, marcaje y defensa. En sus desplazamientos, los tamarines de barba blanca (*S. mystax*) pueden visitar, dentro de su *home range*, hasta 12-13 árboles por día en la búsqueda de frutas maduras (Culot, 2009) que componen el 69,6 % de su dieta (Knogge y Heymann, 2003). Los datos existentes de grupos estudiados en la misma estación biológica establecieron la extensión del *home range* en 32 y 55 ha respectivamente para W2 y E2, en el año 2001 (Löttker y cols., 2004). Culot (2009), por su parte, calculó el *home range* del grupo W2 en 34 ha, entre 2005 y 2008 y estableció la distancia diaria recorrida en 1.508,9 m aproximadamente, no encontrando variación alguna entre las estaciones. Se trata de una distancia similar a la recorrida por otras especies de calitricidos en extensiones de territorios equiparables (1.425,3 m en 34 ha, *S. fuscicollis*: Culot, 2009; 1.339-1.533 m en 36-67 ha, *L. rosalia*: Dietz y cols., 1997; 1.552-1.954 m en 36 ha, *L. chrysomelas*: Rylands, 1989, 1993). Aunque en un *home range* notablemente superior (123,4 ha) al encontrado en nuestros grupos, Raboy y Dietz (2004) encontraron que sus grupos de *L. chrysomelas* recorrían una distancia diaria muy similar (1.753 m) a la encontrada en esta especie. Coincidentemente, esos grupos también emplearon en locomoción (33 %) un *presupuesto de tiempo* muy parecido al obtenido en este estudio (35,1 %). Porter (2004) también observó que las tropas mixtas de *S. fuscicollis* y *S. labiatus* de sus grupos ocupaban un *home range* común de una extensión similar (30 ha) a la de la tropa mixta de *S. mystax* y *S. fuscicollis* de la EBQB (34 ha: Culot, 2009) y algo inferior a la

encontrada en la misma zona entre 2007 y 2008 para *S. fuscicollis* (42,2 ha: Lledo-Ferrer y cols., 2011). Aunque Porter (2004) no proporcionó la distancia diaria recorrida, encontró un *presupuesto de tiempo* dedicado a la locomoción de un 22 % para *S. fuscicollis* y de un 31 % para *S. labiatus*, cuya mayor proximidad filogenética a *S. mystax* (Ferrari, 1993), podría explicar la mayor similitud con el *presupuesto de tiempo* encontrado en este estudio (35,1%).

Además de realizar desplazamientos entre los árboles frutales donde se alimentan, los tamarines de barba blanca también forrajean en busca de otros alimentos que forman parte de su dieta, como el exudado de *Parkia* (16,9 %), el exudado de los troncos (2,8 %), néctar (8,0 %) y presas vivas (2,7 %) (Knogge y Heymann, 2003). Estas últimas, componen una fuente importante de proteínas, consumiendo desde lagartijas (Squamata), ranas (Anura), saltamontes (Proscopiidae; Tettigoniidae, Orthoptera) o arañas (Araneida), hasta cucarachas, escarabajos, hormigas, etc. (Heymann y cols., 2000, Nickle y Heymann, 1996, Smith, 2000). El *presupuesto de tiempo* dedicado al forrajeo (32,6 %) y a la alimentación (9,7 %) de este estudio ha sido, en suma, de un 42,3 %, mucho más alto del encontrado en otros estudios con la misma especie (27,5 %, Knogge y Heymann, 2003; 8 %, Huck y cols., 2004a), así como del de otras especies (30 %, *L. chrysomelas*: Raboy y Dietz, 2004; 32 % *S. fuscicollis*: Terborgh, 1983). No obstante, existen excepciones dentro del mismo género *Saguinus*, donde los porcentajes de forrajeo y alimentación fueron más altos aún (51 %, *Saguinus imperator*: Terborgh, 1983) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 15). Aunque no se podrían comparar directamente por no estar incluida la alimentación, teniendo en cuenta sólo el forrajeo, el porcentaje promedio de los tres grupos se situaría en un 32,6 %, casi idéntico al encontrado por Terborgh (1983) para *S. fuscicollis* y más cerca de lo

observado por Knogge y Heymann (2003) con la misma especie. Por otro lado, teniendo en cuenta sólo el forrajeo dedicado a la búsqueda de presas, Nickle y Heymann (1996) encontraron que el tiempo total empleado por *S. mystax* fue de un 24 %, de un 23 % por *S. fuscicollis* (Knogge y Heymann, 2003), de un 12,4 % por *L. rosalia* (Dietz y cols., 1997) y de un 13 % por *L. chrysomelas* (Rylands, 1989). Es más, algunos estudios encontraron variaciones estacionales en los porcentajes dedicados a este tipo de forrajeo (*L. chrysopygus*: 19,8 % durante la estación seca y de un 12,8 % durante la húmeda, Keuroghlian y Passos, 2001) relacionándolo con las diferencias locales en el clima y la abundancia de presas (Valladares-Padua, 1993). A pesar de todo, los distintos valores observados podrían no deberse sólo a la variabilidad estacional o geográfica en el número de presas, ya que el forrajeo entendido en un sentido más amplio que la sola búsqueda de presas vivas, parece que es más estable a lo largo de todo el año (Garber, 1993b) y constante, incluso en hábitats variables (Peres, 1993). Como el forrajeo visual (o pasivo) era prácticamente indistinguible del escaneado del entorno (una examinación visual no relacionada con artículos alimenticios) (Porter, 2004), podría ser que las distintas tasas de forrajeo encontradas en este estudio y otros para *S. mystax* sean reflejo de su técnica de forrajeo, especialmente de artrópodos, más parecida al filogenéticamente más cercano *S. labiatus* (Ferrari, 1993), basada en observar, que a la de investigar activamente con la ayuda de las manos de *S. fuscicollis* (Porter, 2004) y, por tanto, más difícil de discriminar entre un tipo de forrajeo y otro. Por esta razón, las diferencias encontradas podrían deberse, también, a diferencias metodológicas en la definición y la identificación que los investigadores hemos utilizado para clasificar el propio comportamiento del forrajeo. Los *presupuestos de tiempo* dedicados al descanso (11,2 %), han sido algo superiores a los encontrados por Terborgh (1983) en *S. fuscicollis* (4 %), por Raboy y Dietz (2004) en *L. chrysomelas* (<5 %) o por Matthews

(2009) en *C. albifrons* (5 %), pero muy por debajo de los observados en otras especies que también comparten con *S. mystax*, un hábitat y dieta parecidos (29,9 %, *Lagothrix lagotricha*: Defter, 1995; 48 %, *Brachyteles arachnoides*: Talebi y Lee, 2010; 33 %, *M. silenus*: Kurup y Kumar, 1993) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 15). La frecuencia con la que *S. mystax* ocupaba los lugares más inaccesibles y por tanto, menos visibles, para descansar, junto con haber contado únicamente los scans donde los animales permanecieron visibles, podrían explicar, en parte, la gran diferencia encontrada con otras especies. Por último, el tiempo dedicado a las actividades sociales donde se incluye el juego (8,1 %), ha sido, en comparación, mucho menor que el dedicado al forrajeo y alimentación o locomoción, y un poco menor o parecido al del descanso, al igual que lo encontrado en otro estudio con el género *Saguinus* (*S. imperator*: Terborgh, 1983) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 15).

En relación a la distribución horaria de las distintas actividades, Raboy y Dietz (2004) observaron que *L. chrysomelas*, incrementaba el tiempo dedicado a las actividades sociales en la franja central del día en comparación con el inicio o el final, algo parecido a los valores obtenidos en este estudio, donde los mayores porcentajes dedicados a las actividades sociales se situaron entre las 11:00 y las 13:00 horas (Figura 10). Una bajada de la actividad relacionada con los desplazamientos en esa franja horaria podría favorecer que los individuos se implicasen en otras actividades como las sociales. De hecho, parece haber una relación inversa entre los *presupuestos de tiempo* dedicados a las actividades sociales (Figura 10) y a la locomoción (Figura 7), a lo largo de las horas. Algo que, aunque de forma más difusa, también parecía ocurrir entre éste último y el descanso (Figura 11). Por otro lado, observamos un aumento de la locomoción durante las primeras y últimas horas del día (de 7:00 a 8:00 y de 14:00 a



15:00 horas) (Figura 7). Las altas tasas de desplazamientos a primera y última hora también han sido reportadas en *L. chrysomelas* (Raboy y Dietz, 2004). Según explican los autores, los patrones de los desplazamientos de *L. chrysomelas* se veían condicionados por las opciones limitadas de los árboles para dormir. Sus ubicaciones podrían influir en los patrones de desplazamiento a primera hora, por la necesidad de acudir rápidamente a los árboles frutales que no tendrían por qué encontrarse necesariamente cerca de los sitios para dormir. Del mismo modo, al final del día observaron que se movían rápidamente y a largas distancias, para llegar a los sitios para dormir. Sin embargo, la distancia a recorrer entre la fuente de alimentación y los sitios para dormir, podría no ser suficiente para explicar este patrón de locomoción en *S. mystax*, ya que además de por la seguridad del nido frente a los depredadores, generalmente escogen los lugares de dormir más próximos al último árbol empleado para alimentarse (Heymann, 1995). Por último, los *presupuestos de tiempo* dedicados a las actividades de subsistencia (forrajeo y alimentación) parece que estaban menos sujetos a horarios que el resto de actividades.

En cuanto al análisis de los grupos por separado, los resultados que hemos obtenido en los *time budgets* dedicados a las interacciones sociales no se han visto modificados por el tiempo dedicado a otras actividades en los distintos grupos. La tendencia al mayor porcentaje de tiempo dedicado a la alimentación del grupo W2 (11,9 %) frente al grupo E2 (8 %), podría estar relacionada con el número de opciones alimenticias disponibles en cada uno de los grupos. En el estudio realizado por L. Culot (2009) sobre el mismo grupo W2, desde 2004 a 2008, se observa que tanto los individuos de *S. mystax* como los de *S. fuscicollis* aumentaron progresivamente las incursiones en el bosque secundario que se encontraba en la parte más meridional de su

territorio (Ver apdo. 2. Material y métodos, Figura 3). Según la autora, el desplazamiento progresivo, desde el año 2000 hasta 2008, en dirección suroeste del *home range* del grupo W2, fue el resultado, a largo plazo, del abandono de las antiguas tierras dedicadas a la producción agrícola. Parece que los tamarines comenzaron a penetrar por primera vez en esta zona coincidiendo con la estación seca, es decir, de escasez de frutas (Culot, 2009), lo que podría sugerir que los tamarines exploran nuevas zonas para la obtención de suplementos alimenticios (Hemingway y Bynum, 2005). Culot (2009) relacionó directamente las incursiones en el bosque secundario con cambios en los patrones de actividad de los individuos, especialmente de *S. mystax*. Así, determinó que los tamarines dedicaron más tiempo al forrajeo de insectos y pequeños vertebrados en 2006 que en 1995, y menos tiempo a la alimentación de frutas de árboles propios del bosque primario. Dado que existe una relación entre la cantidad de presas capturadas y el esfuerzo de forrajeo, con mayores cantidades de presas vivas capturadas en los momentos del día con mayor búsqueda de alimento (*L. chrysopygus*: Keurogglan y Passos, 2001), la mayor cantidad de tiempo pasado en alimentación por el grupo W2 en comparación con el grupo E2, podría responder al cambio en los hábitos alimenticios derivados del uso de un ecosistema diferente (Culot, 2009). Además, el hecho de que el grupo E2 coincida en ser, en términos absolutos, el que menos tiempo dedicó a la alimentación (8 %) y al forrajeo (27,8 %) de todos los grupos, podría apuntar hacia una menor presencia de insectos o vertebrados en su dieta, pudiendo estar relacionado tanto con unas menores posibilidades de movilidad fuera del bosque primario que el grupo W2, como con unos índices de riqueza de presas vivas más pobres que en el área del grupo N.

Continuando con las características de las interacciones sociales, el tiempo empleado en *grooming* que hemos obtenido (2,4 %), entra dentro del rango publicado anteriormente para esta especie (1,4 -2,4 %: Heymann, 1996; 3,2 % Löttker y cols., 2007). En otras especies de calitricidos, sin embargo, ha resultado ser mayor (*Callithrix jacchus*: 14,7 %, Lazaro-Perea y cols., 2004 y Digby, 1995; *S. fuscicollis*: 9,1 %, Goldizen, 1989). Debido a que el *grooming* tendía a ocurrir en lugares de poca visibilidad, p. ej., las copas de los árboles, el tiempo de observación realizado a través de los focales pudo no haber reflejado el tiempo real de *grooming*. De hecho, numerosos estudios han confirmado la preferencia de *S. mystax* de utilizar los estratos arbóreos medios y altos para desplazarse, forrajear y descansar (Heymann y Buchanan-Smith, 2000; Heymann, 1995; Smith, 1997; Peres, 1991; Castro y Soini, 1977). Notablemente, el tiempo total de *grooming* parece señalar a una activa participación de los MR y MPR en las relaciones sociales cuando al menos seis de los nueve machos analizados pasaron, en promedio, el mismo o más tiempo que la media de toda la muestra, tanto proporcionándolo como recibéndolo de todos los demás miembros del grupo (Tabla 11).

La metodología de los estudios previos sobre *grooming* realizadas con calitricidos ha ido evolucionando a lo largo de los años. Los primeros trabajos realizados con grupos en libertad (*S. fuscicollis*: Goldizen, 1989; *S. mystax*: Heymann, 1996) siguieron un método de muestreo del *grooming* con registro continuo. Sin embargo, a diferencia de Heymann (1996), Goldizen (1989) no tuvo en cuenta la existencia de diferencias de visibilidad entre los miembros de un mismo grupo. Es decir, la posibilidad de que ciertos individuos, por características propias, p. ej., carácter, sexo, estatus biológico o reproductivo, pudiesen permanecer en unas posiciones más visibles

para el observador, conllevando así, a una sobreestimación de los datos de *grooming* obtenidos para ellos. Heymann (1996) fue el primero en contemplar dicha posibilidad y aplicar un test G de bondad de ajuste, aprovechando los muestreos de barrido con registros temporales instantáneos (scans) de un estudio previo (Heymann, 1990), para ver en qué medida los distintos machos, las hembras y los juveniles estaban representados en los scans de la totalidad del estudio. Concluyó que para los distintos machos adultos del grupo (no aportó datos del resto de individuos), no había diferencias de visibilidad entre ellos (M1 y M2: 44,5% y 42,9 % del tiempo visibles, respectivamente).

Estudios posteriores con calitricidos, como el de Lazaro-Perea y cols. (2004) o el de Löttker y cols. (2007), sistematizaron la recogida de datos de *grooming*, realizando muestreos focales individuales de 10 minutos con registro continuo (Martin y Bateson, 1993) además de los muestreos de conducta con registro continuo llevados a cabo de manera oportunista. No obstante, Lazaro-Perea y cols. (2004) no proporcionaron el porcentaje de datos de *grooming* recogidos mediante un sistema y otro (Löttker y cols., 2007: 93 % del *grooming* anotado de los muestreos de conducta con registro continuo vs. 7 % de los muestreos focales individuales; este estudio: 96 % del *grooming* anotado de los muestreos de conducta con registro continuo vs. 4 % de los muestreos focales individuales). Tampoco corrigieron los datos recogidos antes de tratarlos estadísticamente para evitar desviaciones derivadas del distinto grado de visibilidad de los individuos observados. En este estudio, al igual que en Löttker y cols. (2007), utilizamos los scans realizados cada hora de los individuos que estaban visibles en un intervalo de dos segundos (ver detalles en apdo. 2. Material y métodos) para corregir los datos por la visibilidad de cada individuo en cada uno de los grupos. Respecto a la

actividad social central que es el *grooming*, parece que hay unanimidad en la mayoría de los trabajos (Epple, 1975; Goldizen, 1989; Heymann, 1996; Lazaro-Perea y cols., 2004; Löttker y cols., 2004; este estudio) sobre lo que se entiende por tal actividad, definiéndolo en todos ellos, como el barrido con una o dos manos de la superficie o el interior del pelaje de otro individuo pudiendo extraer las partículas con los labios o los dientes.

Otro aspecto de carácter metodológico que ha evolucionado en los últimos años ha sido el de las medidas utilizadas para analizar el *grooming*. Goldizen (1989) empleó hasta tres medidas distintas para medir una misma variable, es decir, el *grooming* que proporcionaba un individuo a otro (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Así, a pesar de encontrar algunas diferencias entre los resultados dependiendo de la medición realizada, aquellos que alcanzaron el grado de significación establecido, parecían apuntar a lo mismo. Es decir, a que uno de los dos machos adultos de los grupos espulgaba más a la hembra adulta que al revés, a que ambos machos espulgaban más a la hembra adulta que lo que se espulgaban entre ellos y, finalmente, a que ambos machos espulgaban a juveniles y crías más de lo que lo hacía la hembra adulta. No ocurría lo mismo con los valores absolutos, donde la medida dos (*número de grooming bouts*) parecía mostrar un resultados opuesto al obtenido a través de las medidas uno (*número de sesiones de grooming*) y tres (*duraciones de los grooming bouts*). Es decir, mientras que con la medida dos obtenía que las hembras adultas proporcionaban más *grooming* (4,5 vs. 3,4 *bouts*) del que recibían de los demás miembros de su grupo y que los machos adultos recibían más de lo que proporcionaban (4,1 vs. 3,9 *bouts*), con las medidas uno y tres, las hembras adultas recibían más de lo que proporcionaban y ambos machos proporcionaban más de lo que recibían (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Según explicó,

dado que las díadas tendían a cambiar de roles (actor/receptor) frecuentemente durante las sesiones de *grooming*, las medidas uno y tres parecían ser más apropiadas que la medida dos, para estudiar la inversión en dichas relaciones que hacían unos y otros.

Siguiendo un esquema similar, Heymann (1996) utilizó otras tres medidas distintas para medir el *grooming*, aunque eran sólo dos las que consideraban díadas concretas. La primera de ellas hacía referencia al tiempo total que un individuo espulgaba o era espulgado por los demás sin tener en cuenta la clase de díada, de forma genérica, y la expresó como porcentaje medio de tiempo total empleado en *grooming* por cada individuo y sesión (*porcentaje de tiempo en grooming por sesión*). Otra segunda medida tenía en cuenta la pareja con la que se espulga un individuo concreto, calculando, para dicha díada, el porcentaje de tiempo de *grooming* por *bout*, expresándolo como media de *porcentaje de tiempo* de todos los *bouts* (*porcentaje de tiempo en grooming por bout*). Por último, para descartar una posible influencia del hecho de haber valorado por igual aquellos *bouts* de distinta duración a través de la medida dos, utilizó una tercera medida que era la del *tiempo total empleado en grooming*, expresado en minutos (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Los resultados que obtuvo para las relaciones de *grooming* de las distintas díadas (medidas dos y tres) fueron casi idénticos. En ambos casos, uno de los dos machos adultos estudiados en dos grupos distintos (M2 y MA) espulgaba más a los demás miembros de sus respectivos grupos, de lo que recibían de ellos. Tal asimetría no parecía existir en las demás díadas. Por otro lado, tanto M2 como MA espulgaban durante más tiempo a la hembra adulta que los M1 y MB siendo la única diferencia encontrada con ambas formas de medición, la de que en uno de los dos grupos estudiados, el orden de preferencia del MA para espulgarse, pasaba de ser el MB con la medida dos a ser la F (hembra) con la medida

tres. Para todas las demás díadas, los resultados fueron idénticos con una medida y con la otra (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16).

En este estudio hemos optado por analizar una única medida para cada variable siguiendo lo llevado a cabo por estudios más recientes (Lazaro-Perea y cols., 2004; Löttker y cols., 2007). Sin embargo, a diferencia de lo analizado por Lazaro-Perea y cols. (2004), ni en Löttker y cols. (2007) ni en este trabajo se han estudiado las relaciones de *grooming* a nivel grupal. Para analizar el tipo de reciprocidad a nivel grupal, era necesario, en primer lugar, construir matrices donde las celdas representasen el *tiempo total de grooming corregidas* de acuerdo a la visibilidad de cada uno de los individuos de ese grupo (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Para ello, se dispondrían a los actores del *grooming* en las filas y a los receptores en las columnas y al revés. De esta manera, se obtendrían dos matrices (A y B) diferentes. En la matriz A, los valores de las celdas se corresponderían con el *tiempo total de grooming* realizado por los actores situados en las filas, y en la matriz B, los valores de las celdas se corresponderían con el *tiempo total de grooming* realizado por los actores en las columnas. Mientras que en las comparaciones realizadas entre los mismos individuos (p. ej., todos con todos, o machos entre sí, o adultos entre sí) se obtendrían matrices cuadradas, donde la matriz B sería la forma transpuesta de la matriz A, y, por tanto, el número de filas y columnas siempre se correspondería, porque compararían los mismos individuos, no ocurriría lo mismo al comparar individuos de distintas clases (p. ej., machos y hembras o individuos adultos y subadultos). En este caso se obtendrían matrices rectangulares donde el número de filas y número de columnas podría ser igual o distinto en función del número de individuos que compusieran cada clase a comparar. La razón de no haber estudiado la reciprocidad grupal en este estudio es doble. Por un lado, nuestro interés se ha centrado en analizar,

desde el punto de vista de los machos adultos, la relación que mantienen entre ellos (entre los MR y MPR) y con el resto de clases de díadas y por tanto, el hecho de comparar los mismos individuos, es decir, comparar matrices cuadradas, no aportaba información útil para la consecución de nuestros objetivos. Por el otro, dado que las matrices rectangulares, que son las que en principio podrían servirnos para comparar la reciprocidad entre distintas clases de díadas (MR-HR; MPR-HR; MPR-MR; MR-DNR y MPR-DNR), requieren de un tamaño mínimo para poder obtener resultados significativos (tres filas y tres columnas igual a  $3! \times 3! = 36$  permutaciones distintas que se pueden generar, siendo, así, la posibilidad de obtener reciprocidad/intercambio completo un 2,8%  $(1/36) \times 100$ ) (Hemelrijk, 1990)), la muestra con la que contábamos (como máximo dos MPR por grupo), descartaba *a priori* cualquier posibilidad de obtener un resultado significativo. En cuanto al análisis del *grooming* de las distintas díadas, este trabajo se puede considerar paralelo al de Löttker y cols. (2007) con la excepción de tomar los machos adultos (MR y MPR) como punto de referencia en vez de las hembras reproductoras. Así, las medidas que hemos empleado y que hemos considerado como más adecuadas para conseguir nuestros objetivos han sido las mismas que las utilizadas por nuestros predecesores. Por un lado, *la duración total del grooming corregida* para cada individuo y, por el otro, el *índice de reciprocidad* (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Adicionalmente, partiendo de las *duraciones de grooming corregidas*, también se calcularon los *porcentajes de tiempo de grooming dado y recibido*, con independencia de a quién iba dirigido, con el objetivo de intentar ver qué categoría de individuo era, de entre todas, más activa proporcionando o recibiendo *grooming*. No obstante, los resultados que hemos obtenido no han mostrado diferencias entre las distintas categorías de individuos en el *grooming dado y recibido* al conjunto de la población, es decir, sin la separación por díadas específicas.



Nuestra primera predicción apuntaba a que la relación más intensa de *grooming*, es decir, las mayores cantidades de *grooming* dadas y recibidas debían concentrarse entre los MPR y los MR, dado el lazo de parentesco entre ellos (hermanos, en su mayoría). Asimismo, esperábamos que la relación de *grooming* fuese especialmente intensa en el caso de los MPR, donde esperábamos unas mayores cantidades de *grooming* dirigidas al MR, por encima, incluso, de las proporcionadas a la HR ya que en los sistemas monógamos que caracterizan a esta especie y que han confirmado los análisis genéticos de los grupos estudiados, los MPR maximizan su *fitness* a través de la *eficacia inclusiva*. Aunque el comportamiento social (Heymann, 1996) o los mecanismos próximos de los sistemas sociales y de apareamiento de *S. mystax* desde la perspectiva de los machos (Huck, 2004) ya han sido investigados, no hay trabajos previos que hayan presentado una aproximación conjunta de datos de *grooming* y genéticos entre los machos de calitricidos. En este estudio, los valores medios de parentesco intra-grupal obtenidos para *S. mystax* han sido altos (Promedio  $R=0,27$ ; Figura 4) al igual que los encontrados en otros trabajos con esta y otras especies de calitricidos (*S. mystax*:  $R=0,31$ , Huck y cols., 2005; *C. jacchus*:  $R=0,34$ , Nievelgert y cols., 2000). Tal y como se muestra en la Tabla 4, los MR y los MPR estaban estrechamente emparentados siendo hermanos y padre-hijo en el grupo W1 (W1M1-W1M3:  $R=0,42$ ; W1M1-W1M2:  $R=0,52$ , respectivamente), posibles hermanastros en el grupo E1 (E1M3-E1M2:  $R=0,18$ ), hermanos en el grupo W2 (W2M1-W2M2:  $R=0,54$ ) y hermanos o padre-hijo en el grupo E2 (E2M1-E2M2:  $R=0,68$ ). También pertenecían a grupos estables fundados al menos tres meses antes del comienzo de los respectivos estudios, permaneciendo sin cambios demográficos importantes a lo largo de ambos periodos (Tabla 2).

Nuestros resultados apoyan la predicción que hemos hecho, obteniendo que los MPR dirigieron las mayores cantidades de *grooming* hacia los MR (Figura 15.a), que los MR tendieron a hacer lo mismo con los MPR (Figura 14) y que los MPR tendieron a recibir más también de los MR (Figura 15.a). La relativa simetría que hemos observado en los promedios de los IR entre MR y MPR (0,20) y entre MPR y MR (-0,22) ha indicado, además, que esas cantidades fueron bastante parecidas. Además de por el alto grado de parentesco, la tendencia de los MR de dirigir las mayores cantidades de *grooming* hacia los MPR también podría deberse al interés que pudieran tener para que se quedaran en el grupo a cooperar (*Pay for help*: Lazaro-Perea y cols., 2004; Ginther y Snowdon, 2009), dado que en los calitricidos la cooperación de los machos adultos se traduce en una alta tasa de participación en el cuidado parental en muchos contextos como el transporte y la alimentación de las crías (Garber y cols., 1993). De hecho, Löttker y cols. (2007) advirtieron que durante la *gestación* de la hembra reproductora, el MR del grupo W (el grupo W1 de este estudio) dirigió grandes cantidades de *grooming* a uno de los MPR (WM2; W1M2 de este estudio), que previamente había contribuido mayoritariamente al transporte de las crías, algo que podría estar relacionado con la inversión que los individuos reproductores realizan en forma de *grooming* para gratificarles por el transporte de las crías realizado (*S. oedipus*: Ginther y Snowdon, 2009). La mayor cantidad de *grooming* que los MPR dirigieron a los MR por su parte (Figura 15.a), también podría responder a que la cooperación con los MR les sirviese, además de para favorecer el *fitness* indirecto, también el suyo propio de manera directa (*fitness* directo) dado el *quimerismo genético* que puede hacerles genéticamente indistinguibles de sus hermanos gemelos (Haig, 1999). Es decir, la posibilidad de que el intercambio de células coriónicas entre los propios hermanos gemelos en el útero de su madre (*C. jacchus*: Benirshke y cols., 1962; *S. geoffroyi*: Wislocki, 1939), ocurrido en

todos los tejidos (*Callithrix kuhlii*: Ross y cols., 2007), les hiciese genéticamente más parecidos de lo que se pueda derivar de la propia *regla de Hamilton* (Hamilton, 1964), utilizada para explicar la evolución de las conductas de cooperación dirigidas selectivamente hacia parientes o nepotistas.

Dado que el grado de parentesco de nuestros grupos se debe principalmente al parentesco existente entre la pareja reproductora con los descendientes así como entre estos últimos, los promedios de los valores de parentesco obtenidos dentro de los grupos han sido parecidos en general (W1: 0,24; E1: 0,36; W2: 0,22; E2: 0,27). El hecho de que algunos machos adultos sean hermanos del macho reproductor, podría sugerir que ocasionalmente migran junto con el hermano, dado que en los calitrícidos tanto los machos como las hembras pueden dispersarse de sus grupos natales (Huck y cols., 2007). Aunque los movimientos demográficos del grupo W1 previos al comienzo del estudio presentaron dos de los factores que se supone que promocionan el parentesco entre los machos, como es la *dispersión* de las hembras (con la emigración de la hembra reproductora W1H2) y la *migración selectiva* de los machos (con la inmigración de W1M2 al grupo donde se encontraba su hijo: W1M1) (Van Hooff y Van Schaik, 1994), los valores de parentesco entre los MR y MPR de W1 no fueron los más altos de todos los grupos. No obstante, las grandes diferencias encontradas en los valores de *grooming* dado y recibido por los MR y MPR en este estudio (ver amplitud de la desviación estándar en Figuras 14, 15.a y 15.b) indican que el responsable de dicha variación fue claramente el grupo W1, cuyos MR y MPR pasaron más tiempo espulgándose mutuamente que los machos de cualquiera de los demás grupos. Observando las díadas por separado, se ve que la relación entre el padre (MPR: W1M2) y el hijo (MR: W1M1) fue especialmente intensa (8.233,1s/48.905,6s) y muy asimétrica a favor del hijo (RI=-0,71). En los

calitricidos, al igual que en otras especies (*Alouatta seniculus*: Pope, 1990; *Gorilla gorilla*: Robbins, 1995; Watts, 1996), se ha observado que los padres e hijos pueden cooperar para defender a las hembras en hábitats saturados y habitados por grupos vecinos más grandes (*L. rosalia*: Baker y cols., 1993; Garber, 1997). Así, las grandes cantidades de *grooming* dirigidas a su padre por su hijo, así como la fuerte asimetría encontrada entre ellos podrían sugerir un pago por parte del hijo a la contribución de su padre a su propio éxito reproductivo, frente a posibles incursiones de machos vecinos.

Por último, si como definen Baker y cols. (1993), la *poliandria* es *monopolizadora* en *L. rosalia*, debe existir un periodo en el cual los MPR permanecen en el grupo sin posibilidades de reproducción, a la espera de ocupar la posición reproductora. Sin embargo, el mecanismo de monopolización reproductivo podría no estar sustentado en prevenir por completo el comportamiento sexual de los MPR por parte de los MR, sino en la propia flexibilidad que presentan ellos para dirigirlo hacia otros objetivos que no sean las hembras (*S. oedipus*: Ginther y cols., 2001). Así, dada la preponderancia de los actos sexuales dirigidos entre descendientes machos en sus grupos natales y la mayoría, a su vez, dirigidos hacia hermanos, proponen una *supresión funcional* de la reproducción, más que conductual propiamente. Aunque la actividad sexual entre los MR y MPR, es infrecuente en *S. oedipus* en cautividad (Cleveland y Snowdon, 1984), los comportamientos homosexuales han sido documentados en un amplio número de especies de primates (Vasey, 1995; Dixon, 1998). Entre las distintas hipótesis se baraja la formación de alianzas y la regulación de la tensión y la reconciliación (Ginther y cols., 2001), algo que también es alcanzado a través del *grooming*. Aunque en este estudio no se ha observado el comportamiento sexual entre los individuos, los resultados de *grooming* obtenidos podrían estar evidenciando además

de un fuerte vínculo entre ellos, al menos parte de la característica ausencia de agresividad de los calitricidos (Schaffner y Caine, 2000).

En los primates, dado que entre diadas concretas el *grooming* proporcionado puede o no corresponderse en función de que existan diferencias en los bienes o servicios que dispongan para intercambiarse (Henzi y cols., 2003), se espera que las diadas formadas por distintas categorías de individuos presenten diferencias tanto en la cantidad como en la reciprocidad del *grooming*. A pesar de que los calitricidos pueden vivir en grupos tanto *poliginándricos* (Soini y Soini, 1990; Goldizen, 1987; Caine, 1993; Garber, 1993a) como *poliándricos* (Terborgh y Goldizen, 1985; Sussman y Garber, 1987; Heymann, 2000), tanto las hembras (Garber y cols., 1984; Saltzman y cols., 1994, 1998; Ziegler y cols., 1995; Smith y French, 1997; Widowski y cols., 1990) como los machos (Huck y cols., 2005) parecen monopolizar la reproducción siguiendo un patrón *monogámico* con el mencionado cuidado extensivo a otros miembros no reproductores (Ginther y Snowdon, 2009; Goldizen, 1990). Así, la primera parte de nuestra segunda predicción, era la de que el *grooming* entre los MR y HR debía ser más intenso que entre los MPR y HR, por su interés común en la reproducción. Apoyando esta primera parte de la predicción, las *duraciones de grooming* que hemos obtenido indican que los MR tendieron a espulgar durante más tiempo a las HR que los MPR (Figura 16) obteniendo también, en términos absolutos, mayores cantidades de *grooming* dirigidas por las HR hacia los MR que hacia los MPR (Tabla 13). Estos resultados podrían apoyar la idea de que la monogamia reproductiva también está patente a un nivel social en *S. mystax*, dado que mientras se espulgan entre sí, los individuos reproductores limitan el tiempo de contacto afiliativo con otros miembros potencialmente reproductores. En otros estudios en cautividad, la cantidad de *grooming*

proporcionada a la hembra adulta por uno de los machos del grupo correlacionaba positivamente con el número de veces que copulaba con ella (*S. fuscicollis*: Epple, 1975). Las HR también parece que espulgan más a los MR con el inicio de su actividad reproductiva (*S. mystax*: Löttker y cols., 2007).

Por otro lado, en la segunda predicción, también esperábamos una mayor simetría entre la HR y el MR, que entre la HR y los MPR dado que las HR, necesitando advertir de manera constante su estatus reproductivo frente a posibles competidoras, incluso en sistemas poliándricos (Heymann, 2003b), deberían devolver a los MPR una menor cantidad de grooming en comparación con los MR. Sin embargo, en contra de lo predicho, los resultados obtenidos en los IR, no han revelado diferencia alguna entre las HR-MR y HR-MPR. Es más, aunque individualmente los datos son demasiado variables como para poder concluir con precisión, los promedios de los IR han indicado una relación más simétrica entre las HR y los MPR (0,07) que entre las HR y los MR (0,24) (Tabla 12). Heymann (1996), encontró diferencias en la reciprocidad del *grooming* entre los machos y la hembra adulta, en sus dos grupos de estudio. A pesar de no conocer el estatus reproductivo de los mismos ni de la hembra adulta, obtuvo que uno de los machos (M2, MA de cada grupo; Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16) espulgaba más a la hembra adulta que el otro y que el que espulgaba menos, era el que más simétricamente lo hacía. Esta mayor simetría se debía a que las cantidades proporcionadas por la hembra adulta, aún siendo parecidas para ambos machos, se encontraban más cerca de las proporcionadas por el macho que menos le espulgaba. Como resultado, el *grooming* era más simétrico con éstos últimos (M1, MB de cada grupo; Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Aunque Goldizen (1989) no comparó el *grooming* que cada macho proporcionaba a la hembra adulta, sí se puede ver, de manera absoluta, que la reciprocidad entre ella y el

macho que menos *grooming* le proporcionaba (M1) era mayor que entre ella y el macho que más *grooming* le proporcionaba (M2) (Ver apdo. 7. Anexo, Tabla 16). Es decir, la tendencia sería la misma que la observada en este estudio, aunque la comparación directa tampoco sería posible dado el desconocimiento de la paternidad en el estudio de Goldizen (1989).

Como hemos mencionado arriba, la ausencia de diferencias en los índices de reciprocidad entre HR-MR y HR-MPR, en contra de lo esperado, podría responder a que las HR estuviesen interesadas, también, en espulgar a los MPR, conduciendo a una relación más simétrica entre ellos. Dado que el transporte de las crías se considera una actividad energéticamente costosa para las madres, debido a las pérdidas de masa corporal que lleva asociadas (*S. oedipus*: Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999) y que en los calitrícidos, los machos adultos son los principales contribuyentes al transporte de las crías (Cleveland y Snowdon, 1984; Terborgh y Goldizen, 1985), ese interés podría deberse a la necesidad que tienen las HR de espulgar a los MPR para que contribuyan a la supervivencia de las mismas (*Pay for help*: Lazaro-Perea, 2004; Löttker y cols., 2007). En cuanto a la reciprocidad del *grooming* encontrada entre los MR y la HR (0,24), no tan simétrica como la esperada, y aún más asimétrica que la encontrada entre las HR-MPR (0,07), podría explicarse en parte, partiendo de los periodos de observación de unos grupos y otros. Observando los valores de los IR entre HR-MR grupo por grupo, se aprecia que, cuando existía una relación asimétrica entre ellos, es decir, cuando los valores quedaban fuera del rango considerado como simétrico (-0,20 y 0,20), en el periodo de 2001 (en el grupo W1, en el grupo E1, la relación fue simétrica: -0,17), el *grooming* estaba sesgado a favor de las HR, es decir, ellas proporcionando más *grooming* del que recibieron de los MR (-0,32). Por el contrario, en los dos grupos del

periodo de 2009-2010 (W2 y E2), la relación de *grooming* se encontraba sesgada a favor de los MR, ellos proporcionando más *grooming* a la HR del que recibieron a cambio (0,86 y 0,58, respectivamente). Una posible explicación para esta diferencia en el *grooming* podría derivarse de los distintos periodos reproductivos de la HR, reflejados en su totalidad en el periodo de observación de 2001, pero no en el 2009-2010, tres meses más corto en comparación. A pesar de no haber dispuesto de análisis endocrinológicos que nos hubieran permitido separar los periodos reproductivos de las hembras en 2009-2010, hemos podido realizar una localización aproximada en el tiempo partiendo de las fechas de nacimiento de las crías, ya que coincidieron en ser aproximadamente las mismas que en el grupo W1 en 2001. Así, al tomar como referencia las fechas de los nacimientos de las crías ocurridos en los grupos W2 (20/02/2010) y E2 (25/02/2010) y en el grupo W1 (24/02/2001) y contando a partir de esa fecha el número de días que duró la *inactividad ovárica postparto* (54 días en el grupo W1; Löttker y cols., 2007) ubicamos el periodo de *inactividad ovárica postparto* en los meses de marzo y abril de 2010 y el inicio de la *actividad ovárica* de la HR hacia finales de abril de 2010. Restando a la fecha de los nacimientos los 150 días que dura la *gestación* en *S. mystax* (Löttker y cols., 2007) obtuvimos que se quedaron preñadas a primeros de septiembre de 2009. Por tanto, podíamos ubicar parte del periodo de *actividad ovárica* de las HR, durante los meses no observados en el periodo de 2009-2010. Si, como hemos mencionado, Löttker y cols. (2007) observaron que era durante este periodo fértil, cuando el *grooming* entre los MR-HR, estuvo más sesgado a favor de las HR (ellas, dando más del que reciben), por su interés en asegurar su posición reproductora, los valores de IR que hemos obtenido, apuntando hacia más *grooming* dirigido por los MR a las HR que al revés (W2: 0,86; E2: 0,58), podrían, en parte, deberse a los periodos reproductivos de la HR presentes en este estudio.



Nuestra tercera y última predicción era la de que el *grooming* debía ser más asimétrico entre los MR y los DNR que entre los MPR y los DNR debido a que los MR estarían más interesados en que se quedaran en el grupo para cooperar que los MPR. Los resultados, sin embargo, no apoyan esta predicción dado que no hemos encontrado diferencias significativas en la comparación de los IR entre MR-DNR y MPR-DNR. La comparación del *grooming* dado y recibido entre MR-DNR y MPR-DNR tampoco mostró diferencias significativas (Figura 16). Descriptivamente sin embargo, los MR proporcionaron más *grooming* a los DNR ( $3.157,7s \pm 2.245,8$ ) que los MPR ( $2.587,9s \pm 2.777,3$ ) y recibieron menos a cambio (MR:  $2.670,3s \pm 2.917,8$ , MPR:  $3.334,4s \pm 3.217,5$ ) (Tabla 13). Además, al observar las *duraciones totales de grooming* de los cuatro grupos de estudio se puede apreciar que en aquellos con un mayor (E1) y un menor (W2) número de DNR (Tabla 2), el *grooming* entre los DNR y MR seguía direcciones distintas. Es decir, mientras en el grupo W2, con sólo dos DNR (W2H4 y W2M3; Tabla 2), los MR espulgaron a los DNR por más tiempo que al revés, en el grupo E1 con cuatro DNR disponibles (E1M1, E1H2, E1H3 y E1M4), todos los DNR salvo E1M4 espulgaron más tiempo al MR que al revés (Tabla 2). Posiblemente, siendo E1M4 el más joven de todos los DNR del grupo E1, o bien podría no estar tan expuesto como los demás a ser expulsado pudiéndose traducir en una menor urgencia de espulgar al MR para evitarlo (Lazaro-Perea et al., 2004) o bien podría deberse a que era demasiado joven para espulgar al mismo nivel que sus hermanos mayores. Estos resultados podrían apoyar la idea de que las diferencias en el número de DNR por grupo puede modificar la dirección del *grooming* e inducir a los DNR a espulgar a los MR con tal de evitar ser expulsados en aquellos grupos con mayor riesgo de expulsión (*Pay to stay*: Lazaro-Perea y cols., 2004). Por otro lado, la inversión diferencial en forma de *grooming* que padres y madres realizan sobre los cooperantes con tal de gratificarles por

el transporte de las crías realizado (Ginther y Snowdon, 2009), podría explicar, también, la relación de *grooming* encontrada entre el cooperante más joven y el padre en este grupo. Al contrario que las madres, los padres parecen espulgar más a aquellos cooperantes con tasas de transporte más bajas, como forma de incentivarles para mejorar su rendimiento. Habiendo nacido dos crías en el periodo de observación en ese grupo (E1M5 y E1H4; Tabla 2), podría ser que la respuesta del MR, es decir, del padre, de espulgar por más tiempo a E1M4 que al revés, respondiese a una estrategia de incentivación para hacer que transportase más, ya que, en última instancia, se beneficiaría a sí mismo al reducir su propia inversión parental, al aumentar el número de cooperantes eficaces disponibles. Los promedios de los IR, aunque partiendo de valores muy variables, también han reflejado un *grooming* no balanceado entre MR-DNR (0,42) mientras que entre MPR-DNR ha resultado ser simétrico (0,02) (Tabla 12), algo que también podría apoyar la idea de que los DNR estuviesen siendo pagados para permanecer en el grupo y ayudar en la línea de interpretación de estudios previos (*Pay for help*: Lazaro-Perea y cols., 2004; Löttker y cols., 2004).

En resumen, respecto a los *porcentajes de puntos muestrales* dedicados a las distintas actividades, la mayor inversión de entre todas ellas, la hemos encontrado en la locomoción (35,1 %). Le han seguido el forrajeo (32,6 %) y la alimentación (9,7 %) (Suma: 42,3 %) con un *porcentaje de puntos muestrales* más alto del encontrado en otros estudios con la misma especie (27,5 %, Knogge y Heymann, 2003; 8 %, Huck y cols., 2004a). El tiempo dedicado a las actividades sociales donde se incluye el juego (8,1 %), ha sido el menor de cuantas actividades había, en consonancia con lo encontrado para *S. imperator* y *S. fuscicollis* (Terborgh, 1983). De acuerdo a la distribución horaria de las actividades, la mayoría de las actividades no han parecido

estar sujetas a un horario fijo, salvo la locomoción y las actividades sociales, cuyos *porcentajes de puntos muestrales* parece que han seguido una relación inversa, con más locomoción al principio y al final del día y menos en las horas más centrales, justo lo contrario a lo que parece ocurrir con las actividades sociales, que se han concentrado más en las horas más centrales del día. Por último, los grupos no han diferido entre sí respecto a la mayoría de las actividades estudiadas salvo en la alimentación y el forrajeo donde ha habido una tendencia no significativa por parte del grupo E2 de forrajear menos que el grupo N y alimentarse menos que el grupo W2, posiblemente relacionado con distintos hábitos de forrajeo y alimentación, dada la existencia de una parcela de bosque secundario existente en el *home range* del grupo W2.

En cuanto al *grooming*, los resultados que hemos obtenido en los *porcentajes de tiempo de grooming de los focales individuales* apoyan un papel activo de los machos reproductores y potencialmente reproductores en las interacciones de *grooming* en los tamarines de barba blanca (*Saguinus mystax*). No obstante, los *porcentajes de tiempo de grooming dados y recibidos* no han variado entre las distintas categorías de individuos. La mayor cantidad de *grooming* dirigida a los MR por parte de los MPR, así como la tendencia de los MR a espulgar durante más tiempo a los MPR, sugiere la existencia de un fuerte vínculo entre ellos. Además, los análisis genéticos determinan que los machos adultos están estrechamente emparentados en nuestros grupos, siendo hermanos en la mayoría de los casos. Entre los machos adultos de calitricidos el intercambio de beneficios se refleja en una alta tasa de participación del cuidado alop parental en contextos como el transporte y la alimentación de las crías (Garber y cols., 1993). Así, la tendencia de los MR de espulgar durante más tiempo a los MPR, al igual que ha ocurrido con la hembra reproductora, podría, también, responder al interés de los MR en

que se queden en el grupo para ayudar en la crianza. Los beneficios indirectos del *fitness inclusivo*, podrían justificar el alto nivel de espulgamiento entre los MR y los MPR. Asimismo, las mayores cantidades de *grooming* dirigidas por uno de los hijos reproductores a su padre potencialmente reproductor, junto a una gran asimetría a favor del hijo, podría sugerir la necesidad del hijo de pagar al padre por un posible apoyo de coalición frente a la incursión de machos vecinos. Adicionalmente, las mayores cantidades de *grooming* dirigidas por los MPR a los MR podrían estar relacionadas con la flexibilidad que presentan los MPR de dirigir otros comportamientos afiliativos, además del sexo, hacia objetivos que no sean las hembras reproductoras, como podría ser el caso de los MR, en situaciones de monopolización reproductiva (Ginther y cols., 2001). La tendencia de los MR de espulgar más a la HR que los MPR, y el hecho que las HR, en términos absolutos, también hayan dirigido más *grooming* hacia los MR que hacia los demás machos adultos, podría interpretarse como el reflejo social de la monogamia reproductiva, apoyando lo observado en otros estudios (Löttker y cols., 2007). Sin embargo, en contra de lo predicho, la relación de *grooming* más simétrica entre los MPR y la HR que entre los individuos reproductores, parece indicar que el uso del *grooming* entre ellos no se ha intercambiado tanto por aumentar las opciones de apareamiento de los MPR, como por los mecanismos de *pay for help* y *pay to stay*, dado que como machos adultos, también son los principales contribuyentes al cuidado de las crías (Cleveland y Snowdon, 1984; Terborgh y Goldizen, 1985). Finalmente, en relación con los DNR, nuestros resultados no han sustentado los mecanismos de *pay to stay* y *pay for help*, aunque a nivel descriptivo parecen cumplirse dentro de los grupos ya que, donde menos cooperantes hay, la relación de *grooming* entre los cooperantes y el MR se invierte a favor del MR, y lo contrario donde hay un mayor número de cooperantes disponibles.

## 5. CONCLUSIONES

### 1. *Presupuestos de tiempo:*

- Los grupos estudiados emplean una gran parte del tiempo que están activos a desplazarse (35,1%) y a forrajear (32,6%), ocupando el descanso (11,3%), la alimentación (9,7%), y las actividades sociales (8,1%) una menor cantidad de tiempo.
- No se observan importantes fluctuaciones a lo largo del día en el tiempo que dedican a las diferentes actividades, excepto en las actividades sociales y la locomoción. Los tamarines no dedican nada de tiempo a las actividades sociales a primera hora de la mañana, presentando un pico en esta actividad hacia mediodía, coincidiendo este tiempo con una reducción en la locomoción.
- Tampoco hemos encontrado diferencias en los *presupuestos de tiempo* dedicados a las diferentes actividades entre los grupos, excepto en relación al tiempo que dedican a la alimentación y al forrajeo, empleando, respectivamente, más tiempo en estas actividades W2 que E2 y N que E2, aunque las diferencias no alcanzaron el grado de significación.

**2. *Fitness inclusivo:***

- Los valores de espulgamiento absolutos indican que hay una mayor presencia de los machos potencialmente reproductores en el espulgamiento que de los machos reproductores.
- Los machos potencialmente reproductores espulgan más a los machos reproductores que a las hembras y que a otros cooperantes. Por otro lado, aunque también reciben más espulgamiento de los machos reproductores que de otras categorías, las diferencias no alcanzan el grado de significación.
- Aunque existe una tendencia por parte de los machos reproductores a espulgar más a los potencialmente reproductores que a otras categorías, las diferencias no son significativas.
- A pesar de no haber encontrado diferencias en las comparaciones del *índice de reciprocidad* entre las diferentes díadas, los valores de los índices indican una relación muy simétrica, próxima a 0 de los machos potencialmente reproductores tanto con las hembras como con otros cooperantes, y más desigual con los machos reproductores, de los que reciben algo más de espulgamiento que lo que ellos les dan, aunque también con valores próximos (-0,22) a la simetría.

### 3. *Grooming y reproducción:*

- Las hembras son más espulgadas por los machos reproductores que por los machos potencialmente reproductores, aunque las diferencias rondan el grado de la significación ( $P=0.05$ ). Las hembras también presentan valores de espulgamiento mayores hacia los machos reproductores que hacia los potencialmente reproductores. Estos resultados estarían en consonancia con una monogamia más que con un sistema poliándrico.
- Los machos reproductores espulgan más a todas las categorías de lo que reciben de ellas, siendo el valor próximo a la simetría en el caso de los machos potencialmente reproductores (0,20), y más asimétrica con las hembras (0,24) y especialmente con los otros cooperantes (0,42).

### 4. *Grooming y cooperación:*

- Aunque no se pueda confirmar para el conjunto de la población, la relación de grooming más desequilibrada a favor de los MR en aquellos grupos con un mayor riesgo de expulsión y lo contrario en aquellos con un menor número de cooperantes futuros, podría apuntar hacia la existencia de mecanismos de *pay to stay* y *pay for help* dentro de los grupos.
- Nuestros resultados apoyan la importancia de la relación entre machos en este tipo de *sistemas de crianza cooperativa*, siendo la relación bastante simétrica entre MR-MPR, pero presentando una ligera tendencia hacia una mayor implicación por parte de los machos reproductores.

## 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, D. H. (1984). Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *American Journal of Primatology*, 6, 169–186.
- Abbott, D. H., Faulkes, C. G., Barrett, J., Smith, T. E., & Cheesman, D. J. (1993). Social control of female reproduction in marmoset monkeys and Naked Mole-rats. In H. Lehnert, R. H. Murison, D. Hellhammer, & J. Beyer (Eds.), *Endocrine and nutritional control of basic biological functions* (pp. 475–490). Seattle: Hogrefe and Huber.
- Abbott, D. H., Saltzman, W., & Schultz-Darken, N.J. Tannenbaum, P. L. (1998). Adaptations to subordinate status in female marmoset monkeys. *Comparative biochemistry and physiology part C: pharmacology, toxicology and endocrinology*, 119, 261–274.
- Achenbach, G. G., & Snowdon, C. T. (2002). Costs of caregiving: weight loss in captive adult male Cotton-Top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *International Journal of Primatology*, 23, 179–189.
- Albuquerque, A. C. S. R., Sousa, M. B. C., Santos, H. M., & Ziegler, T. E. (2001). (2001). Behavioral and hormonal analysis of social relationships between oldest females in a wild monogamous group of Common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 22, 631–645.
- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325–383.
- Aureli, F. (1992). Post-conflict behaviour among wild Long-Tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, 329–337.
- Aureli, F., & De Waal, F. B. (2000). *Natural conflict resolution*. Berkeley, California: University of California Press.
- Aureli, F., Preston, S. D., & De Waal, F. B. M. (1999). Heart rate responses to social interactions in free-moving Rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 59–65.
- Aureli, F., Van Schaik, C. P., & Van Hooff, J. A. (1989). Functional aspects of reconciliation among captive Long-Tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 19, 39–51.
- Aureli, F., & Yates, K. (2010). Distress prevention by grooming others in Crested Black macaques. *Biology letters*, 6, 27–29.
- Axelrod, R. (1984). *The evolution of cooperation* (pp. 383–396). New York: Basic Books.



- Baker, A. J., Bales, K., & Dietz, J. M. (2002). Mating system and group dynamics in lion tamarins. In D. G. Kleiman & A. B. Rylands (Eds.), *Lion tamarins: biology and conservation* (pp. 188–212). Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Baker, A. J., Dietz, J. M., & Kleiman, D. G. (1993). Behavioural evidence for the monopolization of paternity in multi-male groups of Golden Lion tamarins. *Animal Behaviour*, 46, 1091–1103.
- Baker, A. J., & Woods, F. (1992). Reproduction of the Emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to Cotton-Top and Golden Lion tamarins. *American Journal of Primatology*, 26, 1–10.
- Balshine-Earn, S., Neat, F. C., Reid, H., & Taborsky, M. (1998). Paying to stay or paying to breed? Field evidence for direct benefits of helping behavior in a cooperatively breeding fish. *Behavioral Ecology*, 9, 432–438.
- Barras, C. A. (2008). Biological market for monkey prostitution. *New Scientist*, 197, 6.
- Barrett, L., Gaynor, D., & Henzi, S. P. (2002). A dynamic interaction between aggression and grooming reciprocity among female Chacma baboons. *Animal Behaviour*, 63, 1047–1053.
- Barrett, L., & Henzi, S. P. (2006). Monkeys, markets and minds: biological markets and primate sociality. In Peter M. Kappeler & C. P. van Schaik (Eds.), *Cooperation in primates and humans* (pp. 209–232). Springer Berlin Heidelberg.
- Barrett, L., Henzi, S. P. (2001). The utility of grooming in baboon troops. In P. Hammerstein (Ed.), *Economics in Nature: Social Dilemmas, Mate Choice, and Biological Markets* (pp. 119–145). Cambridge: Cambridge University Press.
- Benirschke, K., Anderson, J. M., & Brownhill, L. E. (1962). Marrow chimerism in marmosets. *Science*, 138, 513–515.
- Bergmüller, R., Johnstone, R. A., Russell, A. F., & Bshary, R. (2007). Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behavioural Processes*, 76, 61–72.
- Bergmüller, R., & Taborsky, M. (2005). Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder: helpers “pay to stay” by pre-emptive appeasement. *Animal Behaviour*, 69, 19–28.
- Bernstein, I. S. (1991). The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. *Kin recognition*, 6–29.
- Boccia, M. L., Reite, M., Kaemingk, K., Held, P., & Laudenslager, M. (1989). Behavioral and autonomic responses to peer separation in Pigtail macaque monkey infants. *Developmental Psychobiology*, 22, 447–461.
- Borries, C. (1992). Grooming site preferences in female langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 13, 19–32.

- Borries, C., Sommer, V., & Srivastava, A. (1994). Weaving a tight social net: allogrooming in free-ranging female langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 15, 421–443.
- Brosnan, S. F., & De Waal, F. B. (2002). A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, 13, 129–152.
- Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin*, 160–169.
- Brown, J. L. (1987). *Helping and communal breeding in birds* (p. 354). Princeton: Princeton University Press.
- Brown, J. S., & Vincent, T. L. (2008). Evolution of cooperation with shared costs and benefits. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275, 1985–1994.
- Bshary, R., & Bergmüller, R. (2008). Distinguishing four fundamental approaches to the evolution of helping. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 405–20.
- Bshary, R., Hohner, A., Ait-el-Djoudi, K., & Fricke, H. (2006). Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and Giant Moray eels in the Red Sea. *PLoS Biology*, 4, 431.
- Caine, N. G. (1993). Flexibility and co-operation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behaviour: The role of predation pressure. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins systematic, behavior and ecology*. (pp. 200–219). Oxford: Oxford University Press.
- Cant, M. A., & Johnstone, R. A. (2006). Self-serving punishment and the evolution of cooperation. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1383–1385.
- Castro, R., & Soini, P. (1977). Field studies on *Saguinus mystax* and other callitrichids in Amazonian Peru. In D. G. Kleiman (Ed.), *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* (pp. 73–78). Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Chapais, B. (2001). Primate nepotism: what is the explanatory value of kin selection? *International Journal of Primatology*, 22, 203–229.
- Chapais, B., & Berman, C. M. (2004). *Kinship and behavior in primates*. (B. Chapais & C. M. Berman, Eds.). USA: Oxford University Press.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2007). *Baboon metaphysics: the evolution of a social mind*. Chicago: University of Chicago Press.
- Cleveland, J., & Snowdon, C. T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the Cotton-Top tamarin (*Saguinus o. oedipus*). *Animal Behaviour*, 32, 432–444.
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462, 51–7.

- Clutton-Brock, T. H. (2002). Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296, 69–72.
- Clutton-Brock, T. H. (2006). *Cooperation in primates and humans*. (P. M. Kappeler & C. P. van Schaik, Eds.) (pp. 173–190). Springer Berlin Heidelberg.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., O’Riain, M. J., Griffin, A. S., Gaynor, D., Sharpe, L., Kansky, R., et al. (2000). Individual contributions to babysitting in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Proc. R. Soc. B.*, 267, 301–305.
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183, 1–39.
- Clutton-Brock, T. H., & Parker, G. A. (1995). Punishment in animal societies. *Nature*, 373, 209–215.
- Cockburn, A. (1998). Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 141–177.
- Connor, R. C. (1995). Altruism among non-relatives: alternatives to the “Prisoner’s Dilemma”. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 84.
- Creel, S. (1990). How to measure inclusive fitness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 241, 229–231.
- Creel, S. R., & Creel, N. M. (1991). Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 263–270.
- Creel, S. R., & Creel, N. M. (2002). *The African wild dog: Behavior, ecology and conservation*. Princeton: Princeton University Press.
- Culot, L. (2009). *Primary seed dispersal by two sympatric species of tamarin, Saguinus fuscicollis and Saguinus mystax, and post-dispersal seed fate Saguinus fuscicollis et Saguinus mystax [Doctoral dissertation]*. Université de Liège.
- Culot, L., Lledo-Ferrer, Y., Hoelscher, O., Muñoz-Lazo, F., Huynen, M., & Heymann, E. (2011). Reproductive failure, possible maternal infanticide, and cannibalism in wild Moustached tamarins, *Saguinus mystax*. *Primates*, 52, 179–186.
- Dawson, G. A. (1978). Composition and stability of social groups of the tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*. In D. G. Kleiman (Ed.), (Smithsonian, pp. 23–37). Washington, D. C.
- De Fátima Arruda, M., Yamamoto, M. E., & Bueno, O. F. (1986). Interactions between parents and infants, and infants-father separation in the Common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 27, 215–228.
- De Waal, F. B. (1986). The integration of dominance and social bonding in primates. *Quarterly Review of Biology*, 61, 459–479.

- De Waal, F. B. (1997). Food transfers through mesh in Brown capuchins. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 370.
- De Waal, F. B. (1982). Chimpanzee politics. London: Jonathan Cape.
- Defter, T. R. (1995). The time budget of a group of wild Woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *International Journal of Primatology*, 16, 107–120.
- Di Bitetti, M. S., Vidal, E. M. L., Baldovino, M. C., & Benesovsky, V. (2000). Sleeping site preferences in Tufted Capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). *American Journal of Primatology*, 50, 257–274.
- Di Fiore, A. (2009). Genetic approaches to the study of dispersal and kinship in New World primates. *South American Primates* (pp. 211–250). New York: Springer Berlin Heidelberg.
- Dietz, J. M., Pere, C. A., & Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild Golden Lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 41, 289–305.
- Digby, L. J. (1995). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. *Primates*, 36, 361–375.
- Dixon, A. F. (1998). *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*. USA: Oxford University Press.
- Dunbar, R. I. M., & Sharman, M. (1984). Is Social Grooming Altruistic? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64, 163–173.
- Dunbar, R. I. M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57, 121–131.
- Dunbar, R. I. M. (1992a). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 20, 469–493.
- Dunbar, R. I. M. (1992b). Time: a hidden constraint on the behavioral ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, 35–49.
- Dunbar, R. I. M. (1995). The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. *Animal Behaviour*, 50, 1057–1070.
- Eberle, M., & Kappeler, P. M. (2006). Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 582–588.
- Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1999). *Mammals of the neotropics: the central neotropics. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil* (Vol 3). Chicago: University of Chicago Press.

- Enquist, M., & Leimar, O. (1993). The evolution of cooperation in mobile organism. *Animal Behaviour*, 45, 747–757.
- Epple, G. (1975). Parental behavior in *Saguinus fuscicollis* spp. (Callithricidae). *Folia Primatologica*, 24, 221–238.
- Epple, G. (1981). Effect of pair-bonding with adults on the ontogenetic manifestation of aggressive behavior in a primate, *Saguinus fuscicollis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 117–123.
- Epple, G., & Katz, Y. (1984). Social influences on strogen excretion and ovarian cyclicity in Saddle Back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*, 6, 215–227.
- Ferrari, S. F. (1992). The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. *American Journal of Primatology*, 26, 109–118.
- Ferrari, S. F. (1993). The adaptive radiation of Amazonian callitrichids (Primates, Platyrrhini). *Evolución Biológica*, 7, 81–103.
- Ferrari, S. F., & Digby, L. J. (1996). Wild *Callithrix* groups: stable extended families? *American Journal of Primatology*, 38, 19–27.
- Ferrari, S. F., Lopes, M. A., & Krause, E. A. K. (1993). Gut morphology of *Callithrix nigriceps* and *Saguinus labiatus* from western Brazilian Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 487–493.
- Ferrari, S. F., & Martins, E. S. (1992). Gummivory and gut morphology in two sympatric callitrichids (*Callithrix emiliae* and *Saguinus fuscicollis weddelli*) from western Brazilian Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 97–103.
- French, J. A. (1997). Proximate regulation of singular breeding in Callitrichid primates. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 34–75.). Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- French, J. A., Bales, K. L., Baker, A. J., & Dietz, J. M. (2003). Endocrine monitoring of wild dominant and subordinate female *Leontopithecus rosalia*. *International Journal of Primatology*, 24, 1281–1300.
- French, J. A., De Vleeschouwer, K., Bales, K., & Heistermann, M. (2002). Lion tamarin reproductive biology. In I. B. Santos (Ed.), *Biology and conservation of lion tamarins: twenty-five years of research* (pp. 133–156). Washington, D.C.: Smithsonian Press.
- Fruteau, C., Lemoine, S., Hellard, E., Van Damme, E., & Noë, R. (2011). When females trade grooming for grooming: testing partner control and partner choice models of cooperation in two primate species. *Animal Behaviour*, 81, 1223–1230.

- Fruteau, C., Voelkl, B., Van Damme, E., & Noë, R. (2009). Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 12007–12012.
- Garber, P. A. (1993a). Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour and ecology* (pp. 273–295). Oxford: Oxford University Press.
- Garber, P. A. (1993b). Seasonal patterns of diet and ranging in two species of tamarin monkeys: stability versus variability. *International Journal of Primatology*, 14, 145–166.
- Garber, P. A. (1997). One for all and breeding for one: cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology*, 5, 187–199.
- Garber, P. A., & Leigh, S. R. (1997). Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica*, 68, 1–22.
- Garber, P. A., Moya, L., & Malaga, C. (1984). A preliminary field study of the Moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in northeastern Peru: questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia Primatologica*, 42, 17–32.
- Garber, P. A., Moya, L., Pruett, J. D., & Ique, C. (1996). Social and seasonal influences on reproductive biology in male Moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 38, 29–46.
- Garber, P. A., Ón, F. E., Moya, L., & Pruett, J. D. (1993). Demographic and reproductive patterns in Moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): implications for reconstructing platyrrhine mating systems. *American Journal of Primatology*, 29, 235–254.
- Gaston, A. J. (1978). The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *Am. Nat.*, 112, 1091–1100.
- Gilby, I. C. (2006). Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, 71, 953–963.
- Gilchrist, J. S. (2004). Pup escorting in the communal breeding banded mongoose: behavior, benefits, and maintenance. *Behavioral Ecology*, 15, 952–960.
- Gilchrist, J. S. (2007). Cooperative behaviour in cooperative breeders: costs, benefits, and communal breeding. *Behavioural processes*, 76, 100–105.
- Ginther, A. J., & Snowdon, C. T. (2009). Expectant parents groom adult sons according to previous alloparenting in a biparental cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour*, 78, 287–297.

- Ginther, A. J., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (2001). Reproductive biology of captive male Cotton Top tamarin monkeys as a function of social environment. *Animal Behaviour*, 61, 65–78.
- Goldizen, A. W. (1987). Facultative polyandry and the role of infant carrying in wild Saddle-Backed tamarins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 99–109.
- Goldizen, A. W. (1988). Tamarin and marmoset mating systems: unusual flexibility. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 36–40.
- Goldizen, A. W. (1989). Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 79–89.
- Goldizen, A. W. (1990). A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. *International Journal of Primatology*, 11, 63–83.
- Goldizen, A. W. (2003). Social monogamy and its variation in callitrichids: Do these relate to costs of infant care? In U. Riechard & C. Buesch (Eds.), *Monogamy: Mating Strategies and Partnership in Birds, Humans and Other Mammals*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Goldizen, A. W., Mendelson, J., Van Vlaardingen, M., & Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: evidence from a thirteen-year study of a marked population. *American Journal of Primatology*, 38, 57–83.
- Gomes, C. M., & Boesch, C. (2011). Reciprocity and trades in wild West African chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 2183–2196.
- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. (2009). Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 276, 699–706.
- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Goosen, C. (1987). Social grooming in primates. In G. Mitchell & J. Erwin (Eds.), *Comparative Primate Biology* (pp. 107–131). New York: Liss, A.R.
- Gouzoules, S. (1984). Primate mating systems, kin associations, and cooperative behavior: Evidence for kin recognition? *American Journal of Physical Anthropology*, 27, 99–134.
- Grant, J. W. A., Chapman, C. A., & Richardson, K. S. (1992). Defended versus undefended home range size of carnivores, ungulates and primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, 149–161.
- Grinnell, J., Packer, C., & Pusey, A. (1995). Cooperation in male lions: kinship, reciprocity or mutualism. *Animal Behaviour*, 49, 95–105.

- Groves, C. P. (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press.
- Gumert, M. D. (2007a). Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, 74, 1655–1667.
- Gumert, M. D. (2007b). Grooming and infant handling interchange in *Macaca fascicularis*: the relationship between infant supply and grooming payment. *International Journal of Primatology*, 28, 1059–1074.
- Haig, D. (1999). What is a marmoset? *American Journal of Primatology*, 49, 285–296.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *J. Theoret. Biol.*, 7, 17–52.
- Hammerstein, P. (2003). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. (P. Hammerstein, Ed.) (pp. 1–11). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hart, B. L., & Hart, L. A. (1992). Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour*, 44, 1073–1083.
- Hauser, M. D. (1992). Articulatory and social factors influence the acoustic structure of rhesus monkey vocalizations: A learned mode of production? *The Journal of the Acoustical Society of America*, 91, 2175.
- Heistermann, M., & Hodges, J. K. (1995). Endocrine monitoring of the ovarian cycle and pregnancy in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) by measurement of steroid conjugates in urine. *American Journal of Primatology*, 35, 117–127.
- Hemelrijk, C. K. (1990). A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *J. Theoret. Biol.*, 143, 405–420.
- Hemelrijk, C. K. (1994). Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 48, 479–481.
- Hemelrijk, C. K., & Luteijn, M. (1998). Philopatry, male presence and grooming reciprocation among female primates: a comparative perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 207–215.
- Hemingway, C. A., & Bynum, N. (2005). The influence of seasonality on primate diet and ranging. In D. K. Brockman & C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 57–104). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Henzi, S.P., & Barrett, L. (2002). Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*, 63, 915–921.
- Henzi, S.P., Barrett, L., Gaynor, D., Greeff, J., Weingrill, T., & Hill, R. a. (2003). Effect of resource competition on the long-term allocation of grooming by female baboons: evaluating Seyfarth's model. *Animal Behaviour*, 66, 931–938.



- Henzi, S.P., & Barrett, L. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates*, 40, 47–59.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living new world monkeys (Platyrrhini)* (p. Vol 1 1117). Chicago: Univ. Chicago Press.
- Heymann, E. W. (1990). Interspecific relations in a mixed species troop of Moustached tamarins, *Saguinus mystax*, and Saddle-Back tamarins, *Saguinus fuscicollis* (Platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 21, 115–127.
- Heymann, E. W. (1995). Sleeping habits of tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Mammalia; Primates; Callitrichidae), in north-eastern Peru. *J. Zool. Lond.*, 237, 211–226.
- Heymann, E. W. (1996). Social behavior of wild Moustached Tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estacion Biologica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 38, 101–113.
- Heymann, E. W. (2000). The number of adult males in callitrichine groups and its implications for callitrichine social evolution. In P.M. Kappeler (Ed.), *Primate males* (pp. 64–71). Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Heymann, E. W. (2003a). Monogamy in New World primates—what can patterns of olfactory communication tell us? In U. Reichard & C. Boesch (Eds.), *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals* (pp. 248–261). Cambridge: Cambridge University Press.
- Heymann E. W. (2003b). Scent marking, paternal care, and sexual selection in callitrichines. In C. B. Jones (Ed.), *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions (Special Topics in Primatology, Vol. 3)*. (pp. 305–326). Oklahoma: American Society of Primatologists, Norman.
- Heymann, E. W., & Buchanan-Smith, H. M. (2000). The behavioral ecology of mixed-species troops of calitrichine primates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75, 169–190.
- Heymann, E. W., Knogge, C., & Tirado Herrera, E. R. (2000). Vertebrate predation by sympatric tamarins, *Saguinus mystax* and *S. fuscicollis*. *Folia Primatologica*, 71, 230–231.
- Hill, D. A. (1994). Affiliative behavior between adult males of genus *macaca*. *Behavior*, 130, 3–4.
- Hill, R. A., Barrett, L., Gaynor, D., Weingrill, T., Dixon, P., Payne, H., & Henzi, S. P. (2003). Day length, latitude and behavioural flexibility in baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53, 278–286.

- Hölscher, O. U. (2010). *Soziale Beziehungen und genetische Verwandtschaft bei männlichen Schnurrbarttamarinen (Saguinus mystax) [Doctoral dissertation]*. University of Göttingen.
- Huck, M. (2004). *All males are equal but some are more equal: proximate mechanisms and genetic consequences of the social and mating system of Moustached tamarins, Saguinus mystax mystax (Spix, 1823)[Doctoral dissertation]*. Universität Bielefeld.
- Huck, M., Löttker, P., Böhle, U. R., & Heymann, E. W. (2005). Paternity and kinship patterns in polyandrous Moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 449–464.
- Huck, M., Löttker, P., & Heymann, E. W. (2004a). Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male Moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 64, 39–56.
- Huck, M., Löttker, P., & Heymann, E. W. (2004b). The many faces of helping: Possible costs and benefits of infant-carrying and food transfer in Moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Behaviour*, 141, 915–934.
- Huck, M., Löttker, P., Heymann, E. W., & Heistermann, M. (2005). Characterization and social correlates of fecal testosterone and cortisol excretion in wild male *Saguinus mystax*. *International Journal of Primatology*, 26, 159–179.
- Huck, M., Roos, C., & Heymann, E. W. (2007). Spatio-genetic population structure in Mustached Tamarins, *Saguinus mystax*. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 576–583.
- Hunter, A. J., Fleming, D., & Dixon, A. F. (1984). The structure of the vomeronasal organ and nasopalatine ducts in *Aotus trivirgatus* and some other primate species. *J. Anat.*, 138, 217–225.
- Johnson, L. D., Petto, A. J., & Sehgal, P. K. (1991). Factors in the rejection and survival of captive Cotton-Top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 25, 91–102.
- Johnson, S. C., Treasurer, J. W., Bravo, S., Nagasawa, K., & Kabata, Z. (2004). A review of the impact of parasitic copepods on marine aquaculture. *Zoological Studies*, 43, 229–243.
- Keane, B., Waser, P. M., Creel, S. R., Creel, N. M., Elliott, L. F., & Minchella, D. J. (1994). Subordinate reproduction in Dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, 47, 65–75.
- Keuroghlian, A., & Passos, F. C. (2001). Prey foraging behavior, seasonality and time-budgets in Black Lion tamarins, *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan, 1823) (Mammalia, Callitrichidae). *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 61, 455–459.

- Keverne, E. B., Martensz, N. D., & Bernadette, T. (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*, 14, 155–161.
- Klein, L. L., & Klein, D. B. (1977). Feeding behaviour of the Colombian Spider monkey. *Primate Ecology*, 153–181.
- Knogge, C., & Heymann, E. W. (2003). Seed dispersal by sympatric tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*: diversity and characteristics of plant species. *Folia Primatologica*, 74, 33–47.
- Knox, K. L. (1989). *Observations on dominance relations among Saguinus imperator, the Emperor tamarin (family: Callitrichidae) [Doctoral dissertation]*. Northwestern University, Evanston, IL.
- Kokko, H., Johnstone, R. A., & Clutton-Brock, T. H. (2001). The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 268, 187–196.
- Komdeur, J. (1996). Facultative sex ratio bias in the offspring of Seychelles warblers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263, 661–666.
- Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Time constraints limit group sizes and distribution in Red and Black-and-White colobus. *International Journal of Primatology*, 28, 551–575.
- Korstjens, A. H., Verhoeckx, I. L., & Dunbar, R. I. M. (2006). Time as a constraint on group size in Spider monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 683–694.
- Kuederling, I., Evans, C. S., Abbott, D. H., Pryce, C. R., & Epplé, G. (1995). Differential excretion of urinary estrogen by breeding females and daughters in the Red-Bellied tamarin (*Saguinus labiatus*). *Folia Primatologica*, 64, 140–145.
- Kurland, J. A. (1977). *Kin selection in the Japanese monkey. Contributions to primatology* (Vol. 12). Basel, Switzerland: Karger.
- Kurup, G. U., & Kumar, A. (1993). Time budget and activity patterns of the Lion-Tailed macaque (*Macaca silenus*). *International Journal of Primatology*, 14, 27–39.
- Kutsukake, N., & Clutton-Brock, T. H. (2008). The number of subordinates moderates intrasexual competition among males in cooperatively breeding meerkats. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275, 209–16.
- Lacey, E. A., & Sherman, P. W. (1997). Cooperative breeding in Naked Mole-rats: implications for vertebrate and invertebrate sociality. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative breeding in mammals* (pp. 267–301). Cambridge: Cambridge University Press.

- Langergraber, K. E., Mitani, J. C., & Vigilant, L. (2007). The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 7786–7790.
- Lazaro-Perea, C., Arruda, M. D. F., & Snowdon, C. T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67, 627–636.
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, 74, 1617–1629.
- Lehmann, L., & Keller, L. (2006). The evolution of cooperation and altruism: a general framework and classification of models. *J. Evol. Biol.*, 19, 1365–1378.
- Leimar, O., & Connor, R. C. (2003). By-product benefits, reciprocity, and pseudoreciprocity in mutualism. *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, 203–222.
- Leonard, J. L., & Lukowiak, K. (1985). Courtship, copulation, and sperm trading in the Sea slug, *Navanax inermis* (Opisthobranchia: Cephalaspidea). *Canadian Journal of Zoology*, 63, 2719–2729.
- Lewis, S. E., & Pusey, A. E. (1997). Factors influencing the occurrence of communal care in plural breeding mammals. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative breeding in mammals* (pp. 335–363). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Lledo-Ferrer, Y., Peláez, F., & Heymann, E. W. (2011). The equivocal relationship between territoriality and scent marking in wild Saddleback tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *International Journal of Primatology*, 32, 974–991.
- Löttker, P. (2005). *Group dynamics and proximate mechanisms of female reproductive monopolization in a cooperatively breeding primate, the Moustached tamarin (Saguinus mystax) [Doctoral dissertation]*. Universität München.
- Löttker, P., Huck, M., & Heymann, E. W. (2004). Dynamic stability or stable dynamics? Demographic parameters and events in wild Moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 64, 425–449.
- Löttker, P., Huck, M., Heymann, E. W., & Heistermann, M. (2004). Endocrine correlates of reproductive status in breeding and nonbreeding wild female Moustached tamarins. *International Journal of Primatology*, 25, 919–937.
- Löttker, P., Huck, M., Zinner, D. P., & Heymann, E. W. (2007). Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding Moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 69, 1159–1172.
- Maestripieri, D. (1993). Maternal anxiety in Rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Ethology*, 95, 19–31.

- Maier, W. (1980). Nasal structures in Old and New World primates. In R. L. Ciochon & A. B. Chiarelli (Eds.), *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift* (pp. 219–241). New York: Plenum Press.
- Marengo, J. A., Tomasella, J., & Uvo, C. R. (1998). Trends in streamflow and rainfall in tropical South America: Amazonia, eastern Brazil, and northwestern Peru. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984-2012), *103*, 1775–1783.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). *Measuring behavior -an introductory guide*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Martin, R. D. (1992). Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the small New World monkeys. *J. Hum. Evol.*, *22*, 367–393.
- Matthews, L. J. (2009). Activity patterns, home range size, and intergroup encounters in *Cebus albifrons* support existing models of capuchin socioecology. *International Journal of Primatology*, *30*, 709–728.
- Maynard-Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature*, *201*, 1145–1147.
- McGrew, W. C. (1988). Parental division of infant caretaking varies with family composition in Cotton-Top tamarins. *Animal Behaviour*, *36*, 285–286.
- McMahon, B. F., & Evans, R. M. (1992). Nocturnal foraging in the American White pelican. *Condor*, 101–109.
- McNab, B. K. (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist*, 133–140.
- Mendoza, A. S., Küderling, I., Kuhn, H. J., & Kühnel, W. (1994). The vomeronasal organ of the New World monkey *Saguinus fuscicollis* (Callitrichidae). A light and transmission electron microscope study. *Ann. Anat.*, *176*, 217–222.
- Milinski, M. (1990). No alternative to tit-for-tat cooperation in sticklebacks. *Animal Behaviour*, *39*, 989–991.
- Mitani, J. C. (2006). Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates. In *Cooperation in primates and humans* (pp. 107–119). Springer Berlin Heidelberg.
- Mitani, J. C. (2009). Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, *77*, 633–640.
- Mitchell, C. L. (1994). Migration alliances and coalitions among adult male South American Squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour*, *130*, 3–4.
- Mooring, M. S., & Hart, B. L. (1995). Costs of allogrooming in impala: distraction from vigilance. *Animal Behaviour*, *49*, 1414–1416.
- Moynihan, M. (1976). *The New World Primates*. New Jersey: Princeton University Press.

- Mulder, R. A., & Langmore, N. E. (1993). Dominant males punish helpers for temporary defection in superb Fairy-wrens. *Animal Behaviour*, 45, 830–833.
- Neyman, P. F. (1978). Aspects of the ecology and social organization of free ranging Cotton-Top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. In D. G. Kleiman (Ed.), *The biology and conservation of the callitrichidae* (pp. 39–71). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Nickle, D. A., & Heymann, E. W. (1996). Predation on Orthoptera and other orders of insects by tamarin monkeys, *Saguinus mystax mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* (Primates: Callitrichidae), in north-eastern Peru. *Journal of Zoology*, 239, 799–819.
- Nievergelt, C. M., Digby, L. J., Ramakrishnan, U., & Woodruff, D. S. (2000). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild Common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *International Journal of Primatology*, 21, 1–20.
- Nishida, T. (1979). The social structure of chimpanzees of the Mahale Mountains. *The great apes*, 5, 73–121.
- Nishida, T. (1988). Development of social grooming between mother and offspring in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, 50, 109–123.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1994). Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35, 1–11.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 336–339.
- Noë, R., Schaik, C. P., & Hooff, J. A. (1991). The market effect: an explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. *Ethology*, 87, 97–118.
- Nowak, M. A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314, 1560–1563.
- Oates, J. F. (1987). Food distribution and foraging behaviour. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature*, 265, 441–443.
- Paxton, M. (1988). Foraging associations between pale chanting goshawks, honey badgers and slender mongooses. *Gabar*, 3, 82–93.
- Peres, C. A. (1986). *Costs and benefits of territorial defense in Golden Lion tamarins*. University of Florida, Gainesville.
- Peres, C. A. (1991). *Ecology of mixed-species groups of tamarins in Amazonian terra firme forests*. University of Cambridge, U.K.

- Peres, C. A. (1993). Diet and feeding ecology of Saddle-Back (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*S. mystax*) tamarins in an Amazonian terra firme forest. *J. Zool. Lond.*, 230, 567–592.
- Pollard, K. A., & Blumstein, D. T. (2008). Time allocation and the evolution of group size. *Animal Behaviour*, 76, 1683–1699.
- Pope, T. R. (1990). The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 439–446.
- Porter, L. M. (2001). Dietary differences among sympatric Callitrichinae in northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *International Journal of Primatology*, 22, 961–992.
- Porter, L. M. (2004). Forest use and activity patterns of *Callimico goeldii* in comparison to two sympatric tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 124, 139–153.
- Power, M. L. (1991). *Digestive function, energy intake and the response to dietary gum in captive callitrichids*. University of California–Berkeley, Berkeley, CA.
- Price, E. C. (1991). Vigilance in a group of free-ranging cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *J. Jersey. Wild Preserv.*, 27, 41–49.
- Price, E. C. (1992). The benefits of helpers: effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 26, 179–190.
- Price, E. C., & Mc.Grew, W. C. (1991). Departures from monogamy in colonies of captive Cotton-Top tamarins. *Folia Primatologica*, 57, 16–27.
- Raboy, B. E., & Dietz, J. M. (2004). Diet, foraging, and use of space in wild Golden-Headed Lion tamarins. *American journal of primatology*, 63, 1–15.
- Radford, A. N. (2012). Post-allogrooming reductions in self-directed behavior are affected by role and status in the green woodhoopoe. *Biology Letters*, 8, 24–27.
- Robbins, M. M. (1996). Male-male interactions in heterosexual and all-male wild mountain gorilla groups. *Ethology*, 102, 942–965.
- Rose, L. M. (1997). Vertebrate predation and food-sharing in *Cebus* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 18, 727–765.
- Rosenberger, A. L. (1978). Loss of incisor enamel in marmosets. *Journal of Mammalogy*, 59, 207–208.
- Ross, C. N., French, J. A., & Ortí, G. (2007). Germ-line chimerism and paternal care in marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 6278–82.

- Russell, A. F. (2004). *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*. (W. Koenig & J. Dickinson, Eds.) (pp. 210–227). Cambridge Univ. Press.
- Rylands, A. B. (1986). Ranging behaviour and habitat preference of a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer* (Callitrichidae, Primates). *J. Zool. Lond.*, 210, 489–514.
- Rylands, A. B. (1989). Sympatric Brazilian callitrichids—the Black-Tufted-Ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and the Golden-Headed Lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. *Journal of Human Evolution*, 18, 679–695.
- Rylands, A. B. (1993). *Marmosets and tamarins: Systematics, behaviour, and ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Rylands, A. B., & Coimbra-Filho, A.E Mittermeier, R. A. (1993). Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour and ecology* (pp. 1–77). Oxford: Oxford University Press.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Mittermeier, R. A., Groves, C. P., & Rodriguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates*, 8, 61–93.
- Saltzman, W. (2003). Reproductive competition among female common marmosets (*Callithrix jacchus*): proximate and ultimate causes. In C. B. Jones (Ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions* (pp. 197–229). Am. Soc. Primatol.
- Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., Wegner, F. H., Wittwer, D. J., & Abbott, D. H. (1998). Suppression of cortisol levels in subordinate female marmosets: reproductive and social contributions. *Hormones and Behavior*, 33, 58–74.
- Saltzman, W., Schultz-Darken, N.J. Scheffler, G., Wegner, F. H., & Abbott, D. H. (1994). Social and reproductive influences on plasma cortisol in females marmoset monkeys. *Physiol. Behav.*, 56, 801–810.
- Sánchez, S. (1998). *Costos y beneficios en las crías en el sistema de crianza cooperativa en el tití de cabeza blanca (Saguinus oedipus oedipus) en cautividad [Doctoral dissertation]*. Universidad Autónoma de Madrid.
- Sánchez, S., Peláez, F., & Gil-Bürmann, C. (2002). Why do Cotton-Top tamarin female helpers carry infants? A preliminary study. *American Journal of Primatology*, 57, 43–49.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Bürmann, C., & Kaumanns, W. (1999). Cost of infant carrying in the Cotton-Top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 48, 99–111.
- Savage, A. (1990). *The reproductive biology of the Cotton-Top tamarin (Saguinus oedipus oedipus) in Columbia [Doctoral dissertation]*. University of Wisconsin.



- Savage, A., Shideler, S. E., Soto, L. H., Causado, J., Giraldo, L. H., Lasley, B. L., & Snowdon, C. T. (1997). Reproductive events of wild Cotton-Top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *American Journal of Primatology*, 43, 329–337.
- Savage, A., Snowdon, C. T., Giraldo, L. H., & Soto, L. H. (1996). Parental care patterns and vigilance in wild Cotton-Top tamarins. In N. A. Norconk, A. L. Rosenberg, & P. A. Garber (Eds.), *Adaptative Radiations of Neotropical Primates* (pp. 173–185). New York, London: Plenum Press.
- Schaffner, C. M., & Caine, N. G. (2000). The peacefulness of cooperatively breeding primates. *Natural Conflict Resolution*, 155–169.
- Schaffner, C. M., & French, J. A. (1997). Group size and aggression: “recruitment incentives” in a cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour*, 54, 171–180.
- Schaffner, C. M., & French, J. A. (2004). Behavioral and endocrine responses in male marmosets to the establishment of multimale breeding groups: evidence for non-monopolizing facultative polyandry. *International Journal of Primatology*, 25, 709–732.
- Schaub, H. (1996). Testing kin altruism in Long-Tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a food-sharing experiment. *International Journal of Primatology*, 17, 445–467.
- Schino, G., Ventura, R., & Troisi, A. (2003). Grooming among female Japanese macaques: distinguishing between reciprocation and interchange. *Behavioral Ecology*, 14, 887–891.
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62, 265–271.
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). Postconflict third-party affiliation in rooks, *Corvus frugilegus*. *Curr. Biol.*, 17, 1–7.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *J. Theoret. Biol.*, 65, 671–698.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308, 541–543.
- Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M., & Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, 3, 231–3.
- Silk, J. B. (1986). Social behavior in evolutionary perspective. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 318–329). Chicago: University of Chicago Press.
- Silk, J. B. (2002). Kin selection in primate groups. *International Journal of Primatology*, 23, 849–875.

- Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, 302, 1231–1234.
- Slater, K. Y., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2007). Embraces for infant handling in spider monkeys: evidence for a biological market? *Animal Behaviour*, 74, 455–461.
- Smith, A. C. (1997). *Comparative ecology of saddleback (Saguinus fuscicollis) and moustached (Saguinus mystax) tamarins [Doctoral dissertation]*. University of Reading.
- Smith, A. C. (2000). Composition and proposed nutritional importance of exudates eaten by Saddle-Back (*Saguinus fuscicollis*) and Moustached (*Saguinus mystax*) tamarins. *International Journal of Primatology*, 21, 69–83.
- Smith, A. C., Knogge, C., Huck, M., Löttker, P., Buchanan-smith, H. M., & Heymann, E. W. (2007). Long-term patterns of sleeping site use in wild Saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and Mustached tamarins (*S. mystax*): Effects of foraging, thermoregulation, predation, and resource defense constraints. *American Journal of Primatology*, 134, 340–353.
- Smith, T. D., Siegel, M. I., & Bhatnagar, K. P. (2001). Reappraisal of the vomeronasal system of catarrhine primates: ontogeny, morphology, functionality, and persisting questions. *The Anatomical Record*, 265, 176–192.
- Smith, T. E., & French, J. A. (1997). Social and reproductive conditions modulate urinary cortisol excretion in black tufted-ear marmoset (*Callithrix kuhli*). *American Journal of Primatology*, 42, 253–267.
- Smuts, B. B. (1985). *Sex and friendship in baboons*. (A. de Gruyter, Ed.). Hawthorne, New York.
- Snowdon, C. T. (1996). Infant care in cooperatively breeding species. In J. S. Rosenblatt & C. T. Snowdon (Eds.), *Parental Care: evolution, mechanisms, and adaptive significance* (pp. 643–689). Academic Press.
- Soini, P. (1987). Sociosexual behavior of a free-ranging *Cebuella pygmaea* (Callitrichidae, Platyrrhini) troop during postpartum estrus of its reproductive female. *American Journal of Primatology*, 13, 223–230.
- Soini, P., & Soini, M. (1990). Distribución geográfica y ecología poblacional de *Saguinus mystax*. In N. E. Castro-Rodríguez (Ed.), *La Primatología en el Perú* (pp. 272–313). Lima: Imprenta Propaceb.
- Solomon, N. G., & French, J. A. (1997). The study of mammalian cooperative breeding. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 1–10). Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Stacey, P. B., & Koenig, W. B. (1990). *Cooperative Breeding in Birds: Long-Term Studies of Ecology and Behavior*. Cambridge, U.K.: Cambridge Univ. Press.

- Stammbach, E. (1987). *Desert, forest and montane baboons: multilevel societies*. (B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Wrangham, & T. T. Struhsaker, Eds.) (pp. 112–120). Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Stojan-Dolar, M., & Heymann, E. W. (2010). Vigilance in a cooperatively breeding primate. *International Journal of Primatology*, 31, 95–116.
- Strier, K. B. (1994). Brotherhoods among atelins: kinship, affiliation, and competition. *Behaviour*, 151–167.
- Sussman, R. W. (1977). Feeding behaviour of *Lemur catta* and *Lemur fulvus*. In T. H. Clutton-Brock (Ed.), *Primate ecology* (pp. 1–36). New York: Academic Press.
- Sussman, R. W., & Garber, P. A. (1987). A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. *International Journal of Primatology*, 8, 73–92.
- Talebi, M. G., & Lee, P. C. (2010). Activity Patterns of *Brachyteles arachnoides* in the Largest Remaining Fragment of Brazilian Atlantic Forest. *International Journal of Primatology*, 31, 571–583.
- Taniguchi, K., Matsusaki, Y., Ogawa, K., & Saito, T. R. (1992). Fine structure of the vomeronasal organ in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 59, 169–176.
- Tardif, S. D. (1994). Relative energetic cost of infant care in small-bodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. *American Journal of Primatology*, 34, 133–143.
- Tardif, S. D. (1997). The bioenergetics of parental behaviour and the evolution of alloparental care in marmosets. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 11–33). Cambridge: Cambridge University Press.
- Tardif, S. D., Carson, R. L., & Gangaware, B. L. (1990). Infant-care behavior of mothers and fathers in a communal-care primate, the Cotton-Top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 22, 73–85.
- Tardif, S. D., Carson, R. L., & Gangaware, B. L. (1992). Infant-care behavior of non-reproductive helpers in a communal-care primate, the Cotton-Top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92, 155–167.
- Tardif, S. D., Harrison, M. L., & Simek, M. A. (1993). Communal infant care in marmoset and tamarins: Relation to energetics, ecology and social organization. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmoset and Tamarins: Systematic Behaviour and Ecology* (pp. 200–219). Oxford: Oxford University Press.
- Tardif, S. D., Santos, C. V., Baker, A. J., Van Elsacker, L., Feistner, A. T. C., Kleiman, D. G., Ruiz-Miranda, C. R., et al. (2002). Infant care in Lion tamarins. In D. G.

- Kleiman & A. B. Rylands (Eds.), *Lion tamarins: biology and conservation* (pp. 213–232). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Tardif, S. D., Smucny, D. A., Abbott, D. H., Mansfield, K., & Schultz-Darken, N. Yamamoto, M. E. (2003). Reproduction in captive Common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Comp. Med.*, 53, 364–368.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates: A study in comparative ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Terborgh, J., & Goldizen, A. W. (1985). On the mating system of the cooperatively breeding Saddle-Backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 293–299.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46, 35–57.
- Valladares-Padua, C. (1993). *The ecology, behavior and conservation of the Black Lion tamarins (Leontopithecus chrysopygus, Mikan, 1823) [Doctoral dissertation]*. University of Florida.
- Van Hoof, J. A. R. A. M., & Van Schaik, C. P. (1994). Male bonds: affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behavior*, 130, 3–4.
- Van Roosmalen, M. G., & Van Roosmalen, T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotropical Primates*, 11, 1–10.
- Vasey, P. L. (1995). Homosexual behavior in primates: A review of evidence and theory. *International Journal of Primatology*, 16, 173–204.
- Ventura, R., Bonaventura, M., Koyama, N. F., Hardie, S., & Schino, B. (2006). Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. *American Journal of Primatology*, 68, 1138–1149.
- Von Neumann, J., & Morgenstern, O. (1953). *Theories of games and economic behavior*. Princeton University Press.
- Walters, J. R. (1987). Kin recognition in non-human primates. *Kin recognition in animals* (pp. 359–393). Chichester: Wiley.
- Watts, D. P. (1996). Comparative socioecology of gorillas. In W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Eds.), *Great ape societies* (pp. 16–28). Cambridge: Cambridge University Press.
- Watts, D. P. (2000a). Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology*, 21, 211–238.

- Watts, D. P. (2000b). Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. I. Partner number and diversity and reciprocity. *International Journal of Primatology*, 21, 211–238.
- Watts, D. P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, 139, 2–3.
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (2001). A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 413, 628–631.
- West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2007). Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, 17, 661–672.
- Widowski, T. M., Ziegler, T. E., Elowson, A. M., & Snowdon, C. T. (1990). The role of males in the stimulation of reproductive function in female Cotton-Top tamarins, *Saguinus o. oedipus*. *Animal Behaviour*, 40, 731–741.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308, 181–184.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Windfelder, T. L. (2000). Observations on the birth and subsequent care of twin offspring by a lone pair of wild Emperor tamarins (*Saguinus imperator*). *American Journal of Primatology*, 52, 107–113.
- Wislocki, G. B. (1939). Observations on twinning in marmosets. *Am. J. Anat.*, 64, 445–483.
- Ziegler, T. E., Savage, A., Scheffler, G., & Snowdon, C. T. (1987). The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female Cotton-Top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social conditions. *Biol. Repr.*, 37, 618–627.
- Ziegler, T. E., Scheffler, G., & Snowdon, C. T. (1995). The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female Cotton-Top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Hormones and Behavior*, 29, 407–424.
- Ziegler, T. E., Widowski, T. M., Larson, M. L., & Snowdon, C. T. (1990). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in Cotton-Top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 90, 563–570.

## 7. ANEXO

**TABLA 1. Relación de especies e interacciones estudiadas de acuerdo a mecanismos evolutivos de cooperación y modelos predictivos conocidos**

Especies	Cooperación			Referencias
	Interacciones estudiadas	Mecanismos evolutivos <sup>1</sup>	Modelos predictivos de dirección/tasa del intercambio de favores	
1. Primates				
<i>Papio anubis</i>	Coalición de machos x apareamiento	Reciprocidad directa	—	Packer, 1977
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Grooming</i> x apoyo	Reciprocidad directa	—	Mitani, 2006; Watts, 2002 <sup>2</sup>
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Grooming</i> x carne	—	—	Mitani, 2006; Watts, 2002
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Grooming</i> x <i>grooming</i>	Reciprocidad directa	—	Mitani, 2006; Gomes y Boesch, 2011
<i>Pan troglodytes</i>	Apoyo x apoyo	Reciprocidad directa	—	Mitani, 2006; Gomes y Boesch, 2011
<i>Pan troglodytes</i>	Carne x carne	Reciprocidad directa	—	Mitani, 2006
<i>Pan troglodytes</i>	Carne x apoyo	—	—	Watts, 2002; Mitani, 2006; Gomes y Boesch, 2011
<i>Pan troglodytes</i>	Carne x sexo	Reciprocidad directa	—	Gomes y Boesch, 2011; Gomes y cols., 2009
<i>Macaca fascicularis</i>	<i>Grooming</i> x sexo	Reciprocidad directa	Mercados biológicos	Gumert, 2007a
<i>Papio hamadryas ursinus</i>	<i>Grooming</i> x <i>grooming</i>	Reciprocidad directa ó pseudorreciprocidad	Mercados biológicos	Henzi y Barrett, 1999; Barrett y Henzi, 2006
<i>Papio hamadryas ursinus</i>	<i>Grooming</i> x manejo crías	—	Mercados biológicos	Henzi y Barrett, 1999; Barrett y Henzi, 2006
<i>Macaca fascicularis</i>	<i>Grooming</i> x <i>grooming</i>	—	Mercados biológicos	Gumert, 2007b
<i>Macaca fascicularis</i>	<i>Grooming</i> x manejo de crías	—	Mercados biológicos	Gumert, 2007b
<i>Ateles geoffroyi yucatanensis</i>	Abrazos afiliativos x manejo crías	—	Mercados biológicos	Slater y cols., 2007

<i>Pan troglodytes</i>	Acoso x comida	Manipulación	—	Gilby, 2006
<i>Macaca mulatta</i>	Castigo x engaño	Manipulación	—	Hauser, 1992
<i>Papio hamadryas ursinus</i>	<i>Grooming</i> subordinadas a dominantes x protección	Manipulación	—	Barrett y cols., 2002
<i>Papio hamadryas ursinus</i>	"Hostigamiento" mediante <i>grooming</i> x manejo crías	Manipulación	—	Henzi y Barrett, 2002
<i>Macaca fascicularis</i>	Reconciliación x recomposición de alianzas y mantención de relaciones afiliativas a largo plazo	Manipulación	—	Aureli y cols., 1989
<i>Macaca fascicularis</i>	Apoyo a los ganadores después de un conflicto x mantención de relaciones afiliativas a largo plazo	Manipulación	—	Aureli, 1992
<b>1.1. Calitricidos</b>				
<i>Callithrix jacchus</i>	<i>Grooming</i> x tamaño de grupo (pay for help/pay to stay)	—	Mercados biológicos	Lazaro-Perea y cols., 2004
<i>Saguinus mystax</i>	<i>Grooming</i> x tamaño de grupo (pay for help/pay to stay)	—	Mercados biológicos	Löttker y cols., 2007
<i>Saguinus oedipus</i>	Crianza x tolerancia	—	—	Sánchez y cols., 2002
<i>Calitrix kuhlii</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> )	Manipulación-castigo	—	Schaffner y French, 1997
<b>2. Otras especies</b>				
<i>Desmodus rotundus</i>	Alimentación x alimentación	Reciprocidad directa?	—	Wilkinson, 1984

<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Defensa (inspección de predadores)	Reciprocidad directa	—	Milinski, 1990
<i>Aepyceros melampus</i>	<i>Grooming</i> x <i>grooming</i>	Reciprocidad directa	—	Hart y Hart, 1992
<i>Mellivora capensis</i> + <i>Melierax canorus</i> + <i>Canis mesomelas</i>	Alimentación	Mutualismo	—	Paxton, 1988
<i>Plectropomus pessuliferus</i> + <i>Gymnothorax javanicus</i>	Caza	Mutualismo	—	Bshary y cols., 2006
<i>Pelecanus erythorhynchus</i>	Forrajeo	Mutualismo	—	Mc Mahon y Evans, 1992
<i>Corvus frugilegus</i>	Consuelo a perdedores después de un conflicto x mantención de relaciones afiliativas a largo plazo	Manipulación	—	Seed y cols., 2007
<i>Mungos mungo</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> )	Manipulación?	—	Gilchrist, 2004
<i>Heterocephalus glaber</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> )	Manipulación	—	Lacey y Sherman, 1997
<i>Microcebus murinus</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> sólo hembras)	Selección de parentesco	—	Eberle y Kappeler, 2006
<i>Suricata suricatta</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> )	Manipulación-castigo	—	Clutton-Brock, 2006
<i>Neolamprologus pulcher</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> )	Manipulación-castigo	—	Balshine-Earn y cols., 1998
<i>Malurus cyaneus</i>	Crianza ( <i>alloparenting</i> )	Manipulación-castigo	—	Mulder y Langmore, 1993
<i>Suricata suricatta</i>	Competición intrasexual	Manipulación-castigo	Mercados biológicos	Kutsukake y Clutton-Brock, 2008
<i>Navanax inermis</i>	Esperma x esperma	Reciprocidad directa	—	Leonard y Leukowiak, 1985

<sup>1</sup>Para proporcionar una evidencia convincente de que las interacciones cooperativas son mantenidos por reciprocidad directa, los estudios empíricos necesitan demostrar 1) que los mismos individuos se asisten mutuamente en repetidas ocasiones, 2) que la frecuencia con que se proporcionan asistencia dependa de la frecuencia con la que la reciben, 3) que el comportamiento cooperativo tiene un coste neto temporal sobre el fitness del cooperante y que está adaptado para proporcionar beneficios a sus socios, y 4) que los socios no son parientes cercanos o compañeros potenciales (Clutton-Brock, 2009).

<sup>2</sup>El autor, en su estudio, sugiere que se trata de mutualismo más que de altruismo recíproco.

<sup>3</sup>El mismo Clutton-Brock (2009) plantea dudas sobre la idoneidad de catalogar este tipo de cooperación como reciprocidad directa por haber posibles explicaciones alternativas.



**TABLA 10. Porcentajes de puntos muestrales (%) horarios dedicados a las diferentes actividades por los individuos de cada grupo**

Individuos	Grupo	Hora	Total scans	Locomoción	Forrajeo	Alimentación	Actividades sociales	Descanso	Cooperación	Marcaje	<i>Autogrooming</i>	Vigilancia	Otros
<b>W2H1</b>	W2	6:00	22	20,0	0,0	0,0	0,0	40,0	0,0	40,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M1</b>	W2	6:00	22	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
W2M2	W2	6:00	22	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
W2M3	W2	6:00	22	60,0	40,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2H4	W2	6:00	22	50,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2F1</b>	E2	6:00	21	75,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	6:00	21	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	6:00	21	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2M3	E2	6:00	21	0,0	0,0	50,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2H2	E2	6:00	10	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2M4	E2	6:00	21	40,0	20,0	40,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	6:00	20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>NM1</b>	N	6:00	20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
NM2	N	6:00	20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
NM3	N	6:00	20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
NH2	N	6:00	20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>W2H1</b>	W2	7:00	26	44,4	22,2	11,1	0,0	22,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M1</b>	W2	7:00	26	33,3	16,7	16,7	0,0	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	7:00	26	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M3	W2	7:00	26	14,3	28,6	14,3	0,0	42,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2H4	W2	7:00	26	45,5	27,3	18,2	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H1</b>	E2	7:00	27	60,0	30,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	7:00	27	66,7	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	7:00	27	60,0	0,0	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0
E2M3	E2	7:00	27	16,7	16,7	0,0	0,0	16,7	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0

<i>E2H2</i>	E2	7:00	12	33,3	66,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M4</i>	E2	7:00	27	58,3	33,3	0,0	0,0	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	7:00	24	25,0	37,5	37,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	7:00	24	28,6	28,6	28,6	0,0	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM2	N	7:00	24	12,5	25,0	37,5	0,0	12,5	0,0	0,0	0,0	12,5	0,0
<i>NM3</i>	N	7:00	24	62,5	25,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NH2</i>	N	7:00	24	44,4	11,1	22,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	22,2	0,0
<b>W2H1</b>	W2	8:00	26	75,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M1</b>	W2	8:00	26	60,0	20,0	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	8:00	26	66,7	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2M3</i>	W2	8:00	26	42,9	14,3	28,6	0,0	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2H4</i>	W2	8:00	26	25,0	75,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2F1</b>	E2	8:00	29	71,4	14,3	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	8:00	29	40,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	8:00	29	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M3</i>	E2	8:00	29	60,0	0,0	40,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2H2</i>	E2	8:00	13	75,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M4</i>	E2	8:00	29	50,0	41,7	0,0	0,0	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	8:00	28	58,3	16,7	0,0	0,0	16,7	0,0	8,3	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	8:00	28	25,0	25,0	25,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	8,3	0,0
NM2	N	8:00	28	20,0	50,0	0,0	0,0	30,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NM3</i>	N	8:00	28	22,2	44,4	22,2	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NH2</i>	N	8:00	28	40,0	30,0	10,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H1</b>	W2	9:00	28	45,5	27,3	18,2	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M1</b>	W2	9:00	28	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	9:00	28	50,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2M3</i>	W2	9:00	28	50,0	12,5	25,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2H4</i>	W2	9:00	28	50,0	33,3	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

<b>E2H1</b>	E2	9:00	30	62,5	12,5	0,0	0,0	12,5	0,0	12,5	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	9:00	30	33,3	33,3	0,0	0,0	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	9:00	30	25,0	75,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M3</i>	E2	9:00	30	14,3	42,9	14,3	14,3	0,0	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2H2</i>	E2	9:00	13	66,7	0,0	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M4</i>	E2	9:00	30	70,0	10,0	0,0	10,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	9:00	30	55,6	33,3	0,0	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	9:00	30	75,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM2	N	9:00	30	42,9	14,3	0,0	0,0	35,7	0,0	0,0	0,0	7,1	0,0
<i>NM3</i>	N	9:00	30	43,8	43,8	0,0	6,3	6,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NH2</i>	N	9:00	30	33,3	55,6	5,6	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H1</b>	W2	10:00	29	41,2	41,2	0,0	0,0	17,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M1</b>	W2	10:00	29	50,0	25,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	10:00	29	22,2	44,4	11,1	11,1	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2M3</i>	W2	10:00	29	25,0	25,0	12,5	25,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2H4</i>	W2	10:00	29	25,0	41,7	8,3	8,3	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H1</b>	E2	10:00	29	66,7	0,0	0,0	0,0	16,7	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	10:00	29	50,0	40,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	10:00	29	0,0	66,7	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M3</i>	E2	10:00	29	33,3	33,3	11,1	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0	11,1	0,0
<i>E2H2</i>	E2	10:00	13	33,3	33,3	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M4</i>	E2	10:00	29	54,5	18,2	18,2	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	10:00	32	30,0	30,0	10,0	10,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	10:00	32	10,0	60,0	0,0	20,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM2	N	10:00	32	12,5	37,5	12,5	25,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NM3</i>	N	10:00	32	14,3	42,9	28,6	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NH2</i>	N	10:00	32	11,1	33,3	22,2	11,1	22,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H1</b>	W2	11:00	30	43,8	37,5	12,5	0,0	0,0	0,0	6,3	0,0	0,0	0,0

<b>W2M1</b>	W2	11:00	30	50,0	41,7	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M2</b>	W2	11:00	30	55,6	33,3	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M3</b>	W2	11:00	30	30,0	40,0	30,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H4</b>	W2	11:00	30	45,5	36,4	9,1	0,0	0,0	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0
<b>E2H1</b>	E2	11:00	32	0,0	50,0	16,7	16,7	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	11:00	32	22,2	11,1	22,2	33,3	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	11:00	32	11,1	33,3	11,1	33,3	0,0	0,0	0,0	11,1	0,0	0,0
<b>E2M3</b>	E2	11:00	32	50,0	0,0	0,0	25,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H2</b>	E2	11:00	14	66,7	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M4</b>	E2	11:00	32	25,0	50,0	8,3	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	11:00	34	27,3	18,2	9,1	18,2	18,2	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	11:00	34	45,5	36,4	9,1	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NM2</b>	N	11:00	34	8,3	58,3	8,3	16,7	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NM3</b>	N	11:00	34	23,1	53,8	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	7,7	0,0	0,0
<b>NH2</b>	N	11:00	34	23,1	61,5	7,7	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H1</b>	W2	12:00	31	33,3	33,3	0,0	13,3	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M1</b>	W2	12:00	31	7,1	28,6	21,4	21,4	21,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2M2</b>	W2	12:00	31	33,3	16,7	0,0	33,3	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0
<b>W2M3</b>	W2	12:00	31	33,3	44,4	0,0	11,1	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H4</b>	W2	12:00	31	26,7	40,0	26,7	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H1</b>	E2	12:00	33	33,3	33,3	16,7	8,3	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	12:00	33	30,8	15,4	7,7	30,8	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	12:00	33	11,1	33,3	11,1	44,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M3</b>	E2	12:00	33	16,7	33,3	0,0	16,7	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H2</b>	E2	12:00	15	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M4</b>	E2	12:00	33	20,0	46,7	20,0	6,7	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	12:00	33	38,5	23,1	7,7	0,0	23,1	0,0	7,7	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	12:00	33	33,3	40,0	6,7	6,7	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	6,7

NM2	N	12:00	33	27,8	38,9	11,1	5,6	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM3	N	12:00	33	33,3	26,7	6,7	13,3	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NH2	N	12:00	33	50,0	28,6	0,0	14,3	7,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2H1	W2	13:00	32	43,8	18,8	12,5	6,3	18,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M1	W2	13:00	32	22,2	77,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	13:00	32	12,5	37,5	25,0	12,5	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M3	W2	13:00	32	10,0	60,0	10,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2H4	W2	13:00	32	45,5	36,4	18,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2H1	E2	13:00	33	27,3	18,2	9,1	18,2	9,1	0,0	18,2	0,0	0,0	0,0
E2M1	E2	13:00	33	20,0	13,3	0,0	33,3	6,7	13,3	0,0	6,7	6,7	0,0
E2M2	E2	13:00	33	0,0	15,4	23,1	38,5	7,7	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0
E2M3	E2	13:00	33	27,3	27,3	0,0	36,4	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2H2	E2	13:00	15	0,0	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2M4	E2	13:00	33	29,4	29,4	11,8	23,5	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NH1	N	13:00	32	18,8	56,3	6,3	0,0	18,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM1	N	13:00	32	18,8	50,0	0,0	12,5	18,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM2	N	13:00	32	36,8	26,3	0,0	15,8	21,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM3	N	13:00	32	35,3	47,1	5,9	11,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NH2	N	13:00	32	35,7	35,7	7,1	14,3	7,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2H1	W2	14:00	32	37,5	25,0	0,0	0,0	31,3	0,0	0,0	0,0	6,3	0,0
W2M1	W2	14:00	32	23,1	46,2	15,4	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	14:00	32	15,4	23,1	0,0	7,7	53,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M3	W2	14:00	32	29,4	41,2	0,0	17,6	11,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2H4	W2	14:00	32	20,0	33,3	13,3	20,0	6,7	0,0	6,7	0,0	0,0	0,0
E2H1	E2	14:00	29	50,0	25,0	0,0	8,3	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0
E2M1	E2	14:00	29	50,0	10,0	10,0	10,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2M2	E2	14:00	29	50,0	16,7	0,0	16,7	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
E2M3	E2	14:00	29	30,0	40,0	0,0	10,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

<i>E2H2</i>	E2	14:00	13	50,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M4</i>	E2	14:00	29	23,1	61,5	0,0	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	14:00	31	14,3	35,7	28,6	0,0	14,3	0,0	7,1	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	14:00	31	36,4	27,3	0,0	0,0	27,3	9,1	0,0	0,0	0,0	0,0
NM2	N	14:00	31	16,7	50,0	11,1	0,0	22,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NM3</i>	N	14:00	31	30,0	20,0	15,0	30,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NH2</i>	N	14:00	31	23,1	30,8	0,0	38,5	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>W2H1</b>	W2	15:00	24	42,9	14,3	14,3	7,1	0,0	0,0	14,3	0,0	7,1	0,0
<b>W2M1</b>	W2	15:00	24	25,0	37,5	25,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
W2M2	W2	15:00	24	9,1	36,4	9,1	0,0	36,4	0,0	0,0	0,0	9,1	0,0
<i>W2M3</i>	W2	15:00	24	26,7	33,3	26,7	0,0	13,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>W2H4</i>	W2	15:00	24	33,3	46,7	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2H1</b>	E2	15:00	18	80,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M1</b>	E2	15:00	18	66,7	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>E2M2</b>	E2	15:00	18	25,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0
<i>E2M3</i>	E2	15:00	18	42,9	28,6	0,0	0,0	28,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2H2</i>	E2	15:00	8	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>E2M4</i>	E2	15:00	18	14,3	57,1	14,3	0,0	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NH1</b>	N	15:00	31	18,2	45,5	9,1	0,0	27,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>NM1</b>	N	15:00	31	22,2	0,0	22,2	11,1	44,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NM2	N	15:00	31	7,7	46,2	7,7	7,7	30,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NM3</i>	N	15:00	31	26,7	46,7	20,0	0,0	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>NH2</i>	N	15:00	31	35,7	50,0	7,1	7,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

**TABLA 15. Time budgets (%) encontrados en *Saguinus mystax* y otras especies que habitan ecosistemas parecidos en este y otros estudios**

	Forrajeo y alimentación	Locomoción	Descanso	Actividades sociales	Estudio
<i>Saguinus mystax</i>	42,3	35,1	11,3	8,1	Este estudio
<i>Saguinus mystax</i>	27,5	—	—	—	Knogge y Heymann, 2003
<i>Saguinus mystax</i>	24,0 <sup>1</sup>	—	—	—	Nickle y Heymann, 1996
<i>Saguinus fuscicollis</i>	32,0	20,0	44,0	4,0	Terborgh, 1983
<i>Saguinus fuscicollis</i>	28,1	—	—	—	Knogge y Heymann, 2003
<i>Saguinus fuscicollis</i>	23,0 <sup>1</sup>	—	—	—	Nickle y Heymann, 1996
<i>Saguinus imperator</i>	51,0	21,0	25,0	3,0	Terborgh, 1983
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	30,0	33,0	< 5,0	~ 15,0	Raboy y Dietz, 2004
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	13,0 <sup>1</sup>	—		20,0 <sup>2</sup>	Rylands, 1989
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	12,8-19,8	—		13,8-17,0 <sup>2</sup>	Keuroghlian y Passos, 2001
<i>Leontopithecus rosalia</i>	12,4 <sup>1</sup>	—		26,7 <sup>2</sup>	Peres, 1986
<i>Cebus albifrons</i>	64,0	25,0	5,0	6,0	Matthews, 2009
<i>Lagothrix lagotricha</i>	25,8	38,8	29,9	5,5	Defter, 1995
<i>Brachyteles arachnoides</i>	28,0	22,5	48,0	1,5	Talebi y Lee, 2010
<i>Macaca silenus</i>	54,5	15,0	27,0	3,5	Kurup y Kumar, 1993

<sup>1</sup> Teniendo en cuenta únicamente el forrajeo de presas.<sup>2</sup> Disponible sólo la suma de los porcentajes dedicados al descanso y a las actividades sociales.

**TABLA 16. Resumen de las medidas, comparaciones, análisis estadísticos empleados y los resultados obtenidos (en sombreado tendientes a significación,  $0.05 < P < 0.1$ ) en otros estudios similares**

Estudio	Medidas <sup>1</sup>	Resultados de las comparaciones <sup>2</sup>	Prueba estadística	Significación
Goldizen, 1989	Número de sesiones de <i>grooming</i>	F recibido de los demás > F proporcionado a los demás	G de bondad de ajuste utilizando la corrección de Williams	$P < 0.025$
Goldizen, 1989	Número de sesiones de <i>grooming</i>	M1,2 recibido de los demás < M1,2 proporcionado a los demás	G de bondad de ajuste utilizando la corrección de Williams	$P_{M1} < 0.001$ ; $P_{M2} < 0.001$
Goldizen, 1989	Número de sesiones de <i>grooming</i>	M1,2 proporcionado a la F > F proporcionado a los M1,2	G de bondad de ajuste utilizando la corrección de Williams	$P_{M2} < 0.001$ ; $P_{M1} > 0.05$ (n.s.)
Goldizen, 1989	Número de sesiones de <i>grooming</i>	M1,2 proporcionado a los Sad y juveniles > F proporcionado a los Sad y juveniles	G de bondad de ajuste utilizando la corrección de Williams	$P_{M1>F} < 0.001$ ; $P_{M2>F} < 0.001$
Goldizen, 1989	Número de sesiones de <i>grooming</i>	F (15 sesiones) < Los demás (28 sesiones)	G de bondad de ajuste utilizando la corrección de Williams	$P < 0.05$
Goldizen, 1989	Número de sesiones de <i>grooming</i>	M (54 sesiones) > Los demás (34 sesiones)	G de bondad de ajuste utilizando la corrección de Williams	$P < 0.05$
Goldizen, 1989	Número de <i>grooming bouts</i>	F recibido de los demás > F proporcionado a los demás	U de Mann-Whitney	$P_F > 0.05$
Goldizen, 1989	Número de <i>grooming bouts</i>	M1,2 recibido de los demás < M1,2 proporcionado a los demás	U de Mann-Whitney	$P_{M1} > 0.05$ ; $P_{M2} > 0.05$
Goldizen, 1989	Número de <i>grooming bouts</i>	M1,2 proporcionado a la F > F proporcionado a los M 1,2	U de Mann-Whitney	$P_{M2} > 0.05$ (n.s.); $P_{M1} > 0.05$
Goldizen, 1989	Número de <i>grooming bouts</i>	M1,2 proporcionado a los Sad y juv > F proporcionado a los Sad y juv	U de Mann-Whitney	$P_{M1>F} < 0.05$ ; $P_{M2>F} > 0.05$
Goldizen, 1989	Número de <i>grooming bouts</i>	F (4,5 bouts) < Los demás (3,4 bouts)	U de Mann-Whitney	n.s.



Goldizen, 1989	Número de <i>grooming bouts</i>	M (3,9 <i>bouts</i> ) > Los demás (4,1 <i>bouts</i> )	U de Mann-Whitney	n.s.
Goldizen, 1989	Duraciones de los <i>grooming bouts</i>	F recibido de los demás > F proporcionado a los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.025
Goldizen, 1989	Duraciones de los <i>grooming bouts</i>	M1,2 recibido de los demás < M1,2; proporcionado a los demás	U de Mann-Whitney	P <sub>M1</sub> < 0.001; P <sub>M2</sub> < 0.001
Goldizen, 1989	Duraciones de los <i>grooming bouts</i>	M1,2 proporcionado a la F > F proporcionado a los M1,2	U de Mann-Whitney	P <sub>M2</sub> < 0.05; P <sub>M1</sub> > 0.05 (n.s.)
Goldizen, 1989	Duraciones de los <i>grooming bouts</i>	M1,2; proporcionado a los Sad y juv > F proporcionado a los Sad y juv	U de Mann-Whitney	P <sub>M1&gt;F</sub> < 0.005; P <sub>M2&gt;F</sub> < 0.005
Goldizen, 1989	Duraciones de los <i>grooming bouts</i>	F (0,7 min) < Los demás 2,2 min	U de Mann-Whitney	P > 0.05
Goldizen, 1989	Duraciones de los <i>grooming bouts</i>	M 1,6 min > Los demás 1,2 min	U de Mann-Whitney	P > 0.10 (n.s.)
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por sesión	M2 > a los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por sesión	M1 < de los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por sesión	F < de los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por sesión	MA > a los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por sesión	F < de los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.01
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por sesión	Juv < de los demás	U de Mann-Whitney	P < 0.01
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	M2 > M1	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	M2 > F	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	MA > MB	U de Mann-Whitney	P < 0.05

Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	MA > F	U de Mann-Whitney	P < 0.05
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	MA > Juv	U de Mann-Whitney	P < 0.05
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	M2>F > M1>F	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	MA>F > MB>F	U de Mann-Whitney	P < 0.05
Heymann, 1996	Porcentaje de tiempo en <i>grooming</i> por bout	MA>Juv > MB>Juv; F>Juv	U de Mann-Whitney	P <sub>A/J;B/J</sub> < 0.05; P <sub>A/J; F/J</sub> < 0.05
Heymann, 1996	Tiempo total en <i>grooming</i> (min)	M2 > M1	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Tiempo total en <i>grooming</i> (min)	M2 > F	U de Mann-Whitney	P < 0.005
Heymann, 1996	Tiempo total en <i>grooming</i> (min)	MA > MB	U de Mann-Whitney	P < 0.05
Heymann, 1996	Tiempo total en <i>grooming</i> (min)	MA > F	U de Mann-Whitney	P < 0.05
Heymann, 1996	Tiempo total en <i>grooming</i> (min)	MA > Juv	U de Mann-Whitney	P < 0.05
Lazaro-Perea y cols., 2004	<b>Reciprocidad grupal:</b>			
Lazaro-Perea y cols., 2004	Tiempo total de <i>grooming</i> corregido	Las matrices de actores y receptores del grupo E2 no correlacionan	TKr (similar al coeficiente de correlación de Kendall (T))	P = 0.25 (n.s.)
Lazaro-Perea y cols., 2004	Tiempo total de <i>grooming</i> corregido	Las matrices de actores y receptores del grupo E correlacionan	TKr (similar al coeficiente de correlación de Kendall (T))	P = 0.001
Lazaro-Perea y cols., 2004	Tiempo total de <i>grooming</i> corregido	Las matrices de actores y receptores del grupo J correlacionan	TKr (similar al coeficiente de correlación de Kendall (T))	P = 0.026
Lazaro-Perea y cols., 2004	Tiempo total de <i>grooming</i> corregido	Las matrices de actores y receptores del grupo P correlacionan	TKr (similar al coeficiente de correlación de Kendall (T))	P = 0.003
Lazaro-Perea y cols., 2004	Tiempo total de <i>grooming</i> corregido	Las matrices de actores y receptores del grupo PB correlacionan	TKr (similar al coeficiente de correlación de Kendall (T))	P = 0.01

Lazaro-Perea y cols., 2004	Tiempo total de <i>grooming</i> corregido	Las matrices de actores y receptores del grupo Q correlacionan	TKr (similar al coeficiente de correlación de Kendall (T))	P < 0.001
Lazaro-Perea y cols., 2004	<b>Reciprocidad díadas BF-NBF:</b>			
Lazaro-Perea y cols., 2004	Reciprocidad cuantitativa:			
Lazaro-Perea y cols., 2004	<i>Duración del grooming dado y recibido en los grooming bouts</i>	Hay reciprocidad en los <i>bouts</i> (73,9 %), pero cuando la hay, BF > NBF	ANOVA de efectos mixtos lineales	P = 0.011
Lazaro-Perea y cols., 2004	Reciprocidad cualitativa (1/0):			
Lazaro-Perea y cols., 2004	<i>Ausencia (0) /presencia (1) de grooming en los grooming bouts</i>	Considerando todos los <i>bouts</i> (reciprocados y no), BF(1) > NBF(1)	Modelos lineales mixtos generalizados	P = 0.001
Lazaro-Perea y cols., 2004	Asimetría del <i>grooming</i> entre BF-NBF:			
Lazaro-Perea y cols., 2004	<i>Duración del grooming dado y recibido en presencia o ausencia de crías dependientes</i>	BF-NBF ausencia > BF-NBF presencia (a) y asimetría en ausencia > asimetría en presencia (b)	Test de Wilcoxon de signos rangeados	P <sub>(a)</sub> < 0.001; P <sub>(b)</sub> = 0.019
Lazaro-Perea y cols., 2004	<i>Duración del grooming dado y recibido durante encuentros entre grupos</i>	BF-NBF sin > BF-NBF con (a) y tendencia a más asimetría en periodos de no encuentros	Test de Wilcoxon de signos rangeados	P <sub>(a)</sub> < 0.021; P <sub>(b)</sub> = 0.064
Lazaro-Perea y cols., 2004	<i>Duración del grooming dado y recibido de acuerdo al tamaño de grupo</i>	Tendencia a haber mayor asimetría entre BF-NBF cuanto menor es el grupo	Correlación de rangos de Spearman	P = 0.058
Löttker y cols., 2007	<b>Grooming dado por las BF:</b>			
Löttker y cols., 2007	Duración total de <i>grooming</i> corregida (s)	WF1>los demás > EF1>los demás	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.023
Löttker y cols., 2007	Duración total de <i>grooming</i> corregida (s)	WF1,EF1>BM;NBO > WF1,EF1>PBM	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.075
Löttker y cols., 2007	Duración total de <i>grooming</i> corregida (s)	WF1,EF1 <sub>P</sub> >los demás > WF1,EF1 <sub>PP, Oa</sub> >los demás	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.004
Löttker y cols., 2007	<b>Grooming recibido por las BF:</b>			
Löttker y cols., 2007	Duración total de <i>grooming</i> corregida (s)	WF1<los demás > EF1<los demás	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.054

Löttker y cols., 2007	Duración total de <i>grooming</i> corregida (s)	WF1,EF1<BM;NBO > WF1,EF1<PBM	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.027
Löttker y cols., 2007	Duración total de <i>grooming</i> corregida (s)	WF1,EF1 <sub>P</sub> <los demás > WF1,EF1 <sub>PP, Oa</sub> <los demás	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.00002
Löttker y cols., 2007	Índices de reciprocidad	WF1-los demás < EF1-los demás	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.071
Löttker y cols., 2007	Índices de reciprocidad	WF1,EF1-los demás	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.95
Löttker y cols., 2007	Índices de reciprocidad	WF1,EF1 <sub>PP</sub> -los demás < WF1,EF1 <sub>P, Oa</sub> -los demás (BF <sub>oA</sub> > BM; BF <sub>P</sub> > PBM; BF <sub>P</sub> = BM; NBO)	ANOVA de medidas repetidas de dos vías	P = 0.053

<sup>1</sup> Grooming bout: *grooming* continuado (o interrumpido por menos de un minuto de tiempo) sin que haya un cambio de roles entre los participantes; Sesión de *grooming*: colección de uno o más *grooming bouts* sin que pasen más de 15 minutos sin *grooming* en el grupo.

<sup>2</sup> (W, E) F (1): hembra reproductora; M (1, 2, A, B): macho adulto; BF: hembra reproductora; BM: macho reproductor; PBM: macho potencialmente reproductor; NBF: hembra adulta no reproductora; NBO: descendientes no reproductores; Sad: subadultos; juv: juveniles; P: gestación; PP: periodo postparto de inactividad ovárica; oA: actividad ovárica; ">": proporciona *grooming*; "<": reciben *grooming*; "=": mismo *grooming*; "-": entre un individuo o clase de individuo y otro; ">,<,"=": más que, menos que, igual.

TABLA 16. Principales diferencias en los estudios sobre relaciones de *grooming* de calitricidos

	Löttker y cols., 2007	Lazaro-Perea y cols., 2004	Heymann, 1996	Heymann, 1990	Goldizen, 1989	Epple, 1975	Alberdi, este estudio
Especies estudiadas	<i>Saguinus mystax</i>	<i>Callithrix jacchus</i>	<i>Saguinus mystax</i>	<i>Saguinus mystax</i>	<i>Saguinus fuscicollis</i>	<i>Saguinus fuscicollis</i>	<i>Saguinus mystax</i>
Sexo de referencia de las interacciones sociales	♀	♀	♂	♂♀	♂♀	♂♀	♂
Datos genéticos	Sí	No	No	No	No	No	Sí
Libertad	Sí	Sí <sup>3</sup>	Sí	Sí	Sí	No	Sí
Composición de los grupos estudiados <sup>4</sup>	W (3 ♂, 1 ♀ ad, 2 juv <sup>1</sup> , 1 inf <sup>1</sup> , 1 inf.) E (3 ♂, 3 ♀ ad, 1 juv <sup>1</sup> , 2 inf <sup>1</sup> )	E (2 ♂, 3 ♀ ad, 2 Sad, 2 juv.) E2 (2 ♂, 2 ♀ ad) PB (1 ♂, 5 ♀ ad, 2 Sad, 2 juv, 2 inf) PI (3 ♂, 3 ♀ ad) Q (2 ♂, 6 ♀ ad, 2 Sad, 2 inf) J (1 ♂, 2 ♀ ad, 2 Sad, 2 inf)	1985/86 (2 ♂ <sub>1,2</sub> , 1 ♀ ad) 1990 (2 ♂ <sub>A,B</sub> , 2 ♀ ad, 1 juv)	1986 (2 ♂ <sub>2,3</sub> , 2 ♀ ad, 2 Sad, 2 juv)	H (1980) (4 ♂, 1 ♀ ad, 2 juv, 1 inf) H (1980) (1 ♂, 1 ♀ ad, 2 juv, 1 inf) SW (1980) (2 ♂, 1 ♀ ad, 1 Sad, 1 juv, 2 inf) H (1981) (1 ♂, 1 ♀ ad, 1 Sad, 1 juv) SW (1981) (1 ♂, 1 ♀ ad, 2 Sad, 1 juv) SW (1984) (2 ♂, 1 ♀ ad, 2 juv) SW (1984/85) (2 ♂, 1 ♀ ad, 2 juv, 2 inf <sup>1</sup> )	A (2 ♂, 1 ♀ ad) B (2 ♂, 1 ♀ ad) C (2 ♂, 1 ♀ ad) D (2 ♂, 1 ♀ ad)	W2 (2009) (2 ♂, 3 ♀ ad, 2 juv <sup>1</sup> , 1 inf <sup>2</sup> ) E2 (2009) (2 ♂, 1 ♀ ad, 2 sub <sup>1</sup> , 1 juv <sup>1</sup> , 2 inf) W1 (2001) (3 ♂, 1 ♀ ad, 2 juv <sup>1</sup> , 1 inf <sup>1</sup> , 1 inf.) E1 (2001) (3 ♂, 3 ♀ ad, 1 juv <sup>1</sup> , 2 inf <sup>1</sup> )

<b>Clasificación genética</b> <sup>5</sup>	W1 (1 BF, 1 BM, 2 PBM, 4 NBO) E1 (1 BF, 1 BM, 1 PBM, 6 NBO)	No disponible	No disponible	No disponible	No disponible	No disponible	W2 (1 HR, 2 HPR, 1 MR, 1 MPR, 3 DNR) E2 (1 HR, 2 MPR, 5 DNR) W1 (1 HR, 1 MR, 2 MPR, 4 DNR) E1 (1 HR, 1 MR, 1 MPR, 6 DNR)
<b>Periodo total del estudio y tiempo de observación de los grupos</b>	12 meses; 6.261 horas	16 meses; 1.086 horas	13 meses; 1985/86: 417 horas; 1990: 345 horas	2 meses; 259 horas	23 meses; 1984/85 (grupo SW): 587 horas; combinación grupos 1980/81: menos, pero no disponible	No disponible	20 meses; 6.836 horas

<sup>1</sup> Cambian al siguiente estado biológico durante el estudio: infantiles a juveniles, juveniles a subadultos y subadultos a adultos.

<sup>2</sup> Muerte.

<sup>3</sup> Uso de técnicas invasivas de reconocimiento de los individuos.

<sup>4</sup> Ad: adultos; Sad: subadultos; juv: juveniles; inf: crías (infantes).

<sup>5</sup> BF/HR: hembra reproductora; BM/MR: macho reproductor; PBM/MPR: macho potencialmente reproductor; NBF: hembra adulta no reproductora; NBO/DNR: descendientes no reproductores